

SÉRIE A, N° 1247

N° D'ORDRE :

2116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

J. DE LÉPINEY

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPLEXE BIOLOGIQUE
DE LYMANTRIA DISPAR.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 Mai 1930 devant la Commission d'examen

Président : M. ET. RABAUD.

Examineurs { MM. L. JOLEAUD.
 { F. PICARD.

PARIS (V^e)

LIBRAIRIE LAROSE

11, RUE VICTOR-COUSIN, 11

—
1930

SÉRIE A, N° 1247

N° D'ORDRE :

2116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES



PAR

J. DE LÉPINEY

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPLEXE BIOLOGIQUE
DE LYMANTRIA DISPAR.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 Mai 1930 devant la Commission d'examen

Président : M. ET. RABAUD.

Examineurs { MM. L. JOLEAUD.
F. PICARD.

PARIS (V^e)
LIBRAIRIE LAROSE
11, RUE VICTOR-COUSIN, 11

1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires P APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs hono-
raires A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

ÉMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN	Chimie générale.
Émile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathémat.
L. MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN	Chimie physique.
Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM	Physique.
M. MOLLIARD	Physiologie végétale.
E. CARTAN	Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE	Physiologie générale.
E. VESSIOT	Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON	Physique générale.
J. DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY	Physique.
Charles PÉREZ	Zoologie.
Léon BERTRAND	Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU	Théories chimiques.
E. RABAUD	Biologie expérimentale.
P. PORTIER	Physiologie comparée.
E. BLAISE	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD	Botanique.
Paul MONTEL	Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ	Biologie maritime.
G. JULIA	Mathématiques générales.
A. MAILHE	Etude des combustibles.
L. LUTAUD	Géographie physique et géologie dynamique
Eugène BLOCH	Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB	Géologie.
P. PASCAL	Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN	Théories physiques.
V. AUGER	Chimie appliquée.
E. ESCLANGON	Astronomie.
E. PÉCHARD	Chimie (Enseigt P.C.N.).
M. GUICHARD	Chimie minérale.
A. GUILLET	Physique.
G. MAUGUIN	Minéralogie
L. BLARINGHEM	Botanique.
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.
A. DEREIMS	Géologie.
A. DENJOY	Calcul différentiel et intégral.
H. BÉNARD	Physique (P.C.N.).
E. DARMOIS	Physique.
G. BRUCHAT	Physique.
H. MOUTON	Chimie physique.
L. JOLEAUD	Paléontologie.
M. JAVILLIER	Chimie biologique.
A. DUFOUR	Physique (P.C.N.).
F. PICARD	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY	Zoologie.
L. DUNOYER	Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND	Botanique (P.C.N.).
A. DEBIERNE	Radioactivité.
M. FRÉCHET	Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DU COMPLEXE BIOLOGIQUE
DE LYMANTRIA DISPAR

par JACQUES DE LÉPINEY
Entomologiste agricole de l'Institut Scientifique Chérifien

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

PREMIÈRE PARTIE. — CYCLE ÉVOLUTIF DE LYMANTRIA DISPAR AU MAROC.

DEUXIÈME PARTIE. — COMPORTEMENT DES CHENILLES DE LYMANTRIA DISPAR.

CHAPITRE I^{er}. — *Comportement normal des chenilles au contact des arbres nourriciers.*

CHAPITRE II. — *Modifications accidentelles du comportement des chenilles.*

CHAPITRE III. — *Comportement visuel. — La vision ocellaire des chenilles.*

TROISIÈME PARTIE. — LA VIE ET LA MORT DE LYMANTRIA DISPAR AU MAROC.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL. — CONCLUSIONS.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

Les raisons qui nous ont déterminé à entreprendre l'étude du complexe biologique de *Lymantria dispar* au Maroc ont été à l'origine d'un ordre purement pratique : nous avons été chargé, par le Directeur de l'Institut Scientifique Chérifien, de renseigner la Direction des Eaux et Forêts du Maroc sur l'insecte, qui causait des déprédations assez graves et surtout très apparentes dans les forêts de Chênes-liège voisines de Rabat ; éventuellement, nous devions aussi entreprendre la lutte biologique pour laquelle des pourparlers avaient déjà été engagés avec le Gipsy Moth Laboratory de l'United States Department of Agriculture en vue de l'acclimatation d'un parasite japonais des œufs, le *Schedius Kuwanae*. En considération des travaux extrêmement divers et nombreux publiés dans le monde entier sur *L. dispar* et ses parasites et prédateurs, ces raisons ne semblaient pas devoir entraîner à une étude bien approfondie ; aussi n'avons-nous essayé d'abord qu'une simple reconnaissance des lignes essentielles du cycle évolutif local et l'établissement d'une liste aussi complète que possible des espèces prédatrices et parasites indigènes, indispensable avant tout essai d'acclimatation.

Toutefois, notre investigation initiale nous a engagé fort loin au delà de nos prévisions : il nous est presque aussitôt apparu que la lutte biologique exigeait d'être entreprise sur la base d'une connaissance scientifique précise des conditions de développement de l'insecte ; or cette base n'existait pas, *L. dispar* n'ayant pas été observé de près dans des pays présentant une climatologie, une faune et une flore voisines de celles du Maroc.

Par ailleurs, le dépouillement de la bibliographie relative à l'espèce nous a montré l'existence d'une lacune que nous avons jugée très importante ; nulle part, en effet, nous n'avons trouvé d'analyse quelque peu explicative du comportement de l'insecte ; ayant pris connaissance de travaux européens anciens et sommaires, nous nous sommes trouvé ensuite en face de l'œuvre américaine du Gipsy Moth Laboratory, œuvre fort importante, très positive, très consciencieuse, entièrement dégagée des habituels préjugés anthropomorphiques européens et de toute tendance philosophique, mais œuvre trop uniquement dirigée vers un objet pratique immédiat et, pour cette raison, trop rarement appliquée à sortir des constatations de fait pures et simples pour envisager des explications. Ce n'est pas à dire pourtant que les travaux américains aient été

dénués de toute vertu scientifique ; bien au contraire, leurs auteurs, bénéficiant de leur relative indifférence à l'égard des grandes théories de la science pure, et faisant montre d'ailleurs, bien souvent, d'indéniable perspicacité, ont pu apporter à la biologie un contingent important de faits nouveaux étudiés avec la plus stricte objectivité. Mais la tendance d'esprit américaine n'est pas de raisonner sur des faits lorsque le raisonnement ne paraît pas pouvoir mener assez directement vers des conclusions susceptibles d'application pratique. Or il est bien évident qu'il vaut mieux, même dans le seul intérêt de la pratique, procéder parfois de manière moins directe : la preuve, dès longtemps, n'en est plus à faire. Aux publications américaines ont fait suite ou se sont superposés de nombreux écrits, qui pour la plupart n'ont aucune originalité. Enfin, nous ne devons pas oublier de mentionner que *L. dispar* a été pris fort souvent comme sujet d'études anatomiques, morphologiques et autres ; le professeur R. GOLDSCHMIDT l'utilise depuis plusieurs années pour des travaux relatifs à l'hérédité mendélienne.

Partant dès lors d'un point de vue plus général, non exclusivement orienté sur la lutte à entreprendre contre l'insecte, nous avons décidé de nous attacher à reconnaître les conditions de la vie de *Lymantria dispar* au Maroc, en basant ce travail sur une étude aussi détaillée que possible du comportement. Dans cette voie, nous nous sommes trouvé en face d'assez nombreux problèmes de biologie générale à l'éclaircissement desquels nous avons donc apporté notre contribution personnelle ; contribution d'importance variable selon les points, le temps et les circonstances ne nous ayant souvent pas permis d'approfondir bien des questions autant que nous l'aurions désiré. Nos résultats sont donc quelquefois très partiels et insuffisants ; malgré cela nous préférons les exposer complètement, sans en exclure ceux qui correspondent à des études ébauchées et gardent donc un caractère hypothétique.

La méthode générale employée au cours de notre travail est tributaire de celles qui nous ont été enseignées au Laboratoire de Biologie Expérimentale de la Faculté des Sciences de Paris, sous la direction de notre Maître, M. le Professeur E. RABAUD. Par correspondance, nous avons toujours bénéficié des précieux conseils de M. RABAUD.

Quant aux conditions matérielles dans lesquelles nous avons exécuté notre programme, elles ont été favorables : nous en devons reconnaissance à M. le Docteur J. LIOUVILLE, Directeur de l'Institut Scientifique Chérifien, et à M. A. THÉRY, Adjoint au Directeur de l'Institut Scientifique Chérifien. Nos missions en Mamora ont été exécutées presque toutes à l'aide de voitures automobiles pour nous rendre sur place, et partie à cheval et à pied. M. BOUDY, Directeur des Eaux et Forêts du Maroc, nous a prêté un appui constant, en nous permettant d'utiliser non seulement les maisons forestières et le matériel de son service, mais encore en mettant à notre disposition, autant que cela nous a été utile,

le sous-brigadier TRIAU qui nous a secondé avec beaucoup de zèle et de clairvoyance. Avec l'aide financière de la Direction des Eaux et Forêts du Maroc et avec du matériel de l'Institut Scientifique Chérifien, nous avons pu aménager la maison forestière de Mechra El Kettane en laboratoire d'élevage. Toutes facilités nous ont été apportées pour cela, grâce au concours des officiers forestiers, notamment de MM. PAILLER, DUPLAQUET et FOURNIER.

L'étude du parasitisme de *L. dispar* a surtout été faite dans ce laboratoire de Mechra El Kettane, où nous avons élevé les chenilles au moyen de cinquante claies d'un modèle analogue à celles de FISKE, mais modifiées sur certains points.

Nos claies sont formées d'un cadre de bois de $0,75 \times 0,30 \times 0,09$ m. sous-tendant une toile de coton à mailles assez fines sur laquelle est placée la nourriture des chenilles; elles sont donc jusque là semblables aux claies de FISKE; mais celles-ci présentent un inconvénient: pour

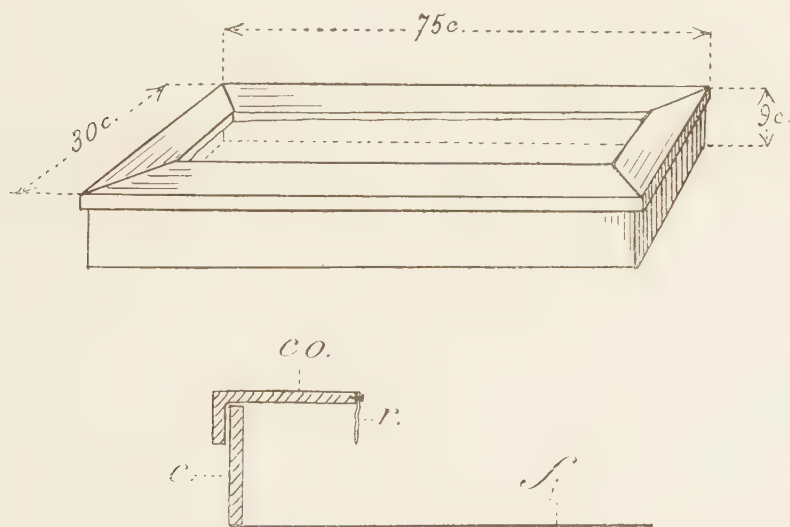


Fig. I. — Claire pour l'élevage des chenilles de *Lymantria dispar*.
c, cadre. — f, fond en toile. — co, couvercle. — r, rebord de cellophane.

éviter l'évasion des insectes, on est obligé d'étaler sur le bord intérieur du cadre un cordon de glu, de sorte que le nettoyage des claies ne peut être fait convenablement: les déchets et souillures s'accumulent sur la glu lorsque l'on retourne l'appareil. Pour obvier à cet inconvénient nous avons disposé, sur chaque claie, un couvercle largement ouvert au centre; l'évasion des chenilles est alors empêchée par un rebord de « Cellophane » cloué le long de l'ouverture du couvercle, ou par un cordon de « Glufix »

sur ce couvercle ; le nettoyage de la claie est facile à faire en enlevant le couvercle.

Nos boîtes d'élevage des parasites (cinquante ont été utilisées au laboratoire de Mechra El Kettane), en particulier du *Schedius Kuwanae*,

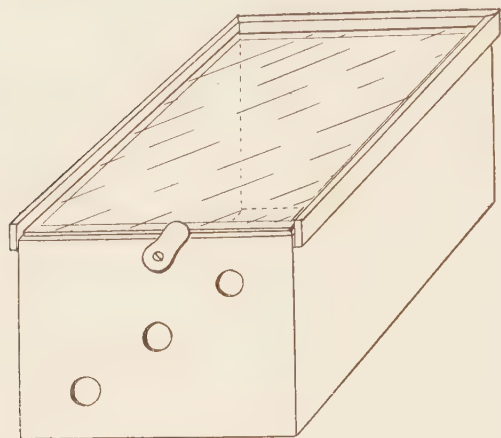


Fig. II.

Boîte pour l'élevage de *Schedius Kuwanae*.

sont munies d'un couvercle de verre qui posé sur la boîte, est arrêté de trois côtés par un rebord de bois, et peut à volonté glisser sur le quatrième côté lorsqu'on efface un taquet de fermeture fixé au moyen d'une vis, ou bien être maintenu en place par ce taquet. Sur la lame de verre on peut appliquer un écran pour réaliser l'obscurité dans la boîte ; trois trous pratiqués sur une face sont bouchés par des bouchons de liège,

en temps normal, mais on peut y appliquer des tubes de verre pour la récolte des insectes ; ces trous permettent aussi de déposer au compte-goutte (sur un coton ou une boulette de papier buvard placé dans une capsule à l'intérieur de la boîte) de l'eau sucrée ou miellée pour la nourriture des hyménoptères adultes.

D'autres boîtes, d'un modèle courant sur lequel donc nous n'avons pas à insister ici, permettent d'élever les chenilles avec un rameau feuillu plongé dans l'eau ; enfin des tubes de verre et des boîtes de Petri sont utilisés pour l'obtention des éclosions.

Pour certaines déterminations difficiles, nous avons eu recours à l'obligeance des spécialistes compétents ; nous tenons à remercier à cet égard, M. THÉRY, qui nous a fait bénéficier de ses connaissances étendues sur les Coléoptères, MM. FALCOZ, FERRIÈRE, l'Abbé de JOANNIS, PAILLOT et le Dr VILLENEUVE qui nous ont déterminé plusieurs espèces ; nous devons aussi d'utiles renseignements à MM. CROSSMAN et WEBBER ; enfin, M. MIMEUR nous a souvent aidé dans nos recherches et dans nos expériences, comme dans toutes les opérations relatives à l'acclimatation du *Schedius Kuwanae* et nous avons eu en toutes occasions le concours dévoué de notre auxiliaire M^{lle} LAMBERT.

PREMIÈRE PARTIE

CYCLE ÉVOLUTIF DE *LYMANTRIA DISPAR* AU MAROC

SOMMAIRE

RÉPARTITION GÉNÉRALE DE L'INSECTE.

CYCLE ÉVOLUTIF.

Œufs.

Chenilles.

Chrysalides.

Papillons.

POLYPHAGIE DES CHENILLES.

RÉPARTITION GÉNÉRALE DE L'INSECTE. — Il est, à première vue, assez étonnant de constater que *Lymantria dispar*, dont les chenilles causent chaque année, au voisinage de Rabat, d'importantes défoliations très apparentes, n'a pas été signalé dans les premières publications concernant les Lépidoptères du Maroc : l'insecte paraît n'avoir été reconnu, pour la première fois, qu'en 1921, par M^{me} SCHINDLER (1). Il n'en faudrait pas conclure cependant que l'espèce ait été importée à une époque récente : l'enquête que nous avons faite à ce sujet, à la suite de celle de M^{me} SCHINDLER, permet d'affirmer le contraire avec certitude. J. CHAÎNE (2), en 1919, avait remarqué une forte invasion de chenilles dans la forêt de la Mamora, mais l'avait attribuée à *Cnethocampa processionea* Dup. ; ce renseignement a été répété dubitativement par P. VAYSSIÈRE (3) qui s'en est étonné, les invasions très fortes de l'Afrique du Nord ayant été plus généralement causées par *Euproctis chrysorrhæa*. La détermination de l'insecte par CHAÎNE doit être considérée comme erronée, car *processionea* n'a jamais été retrouvé depuis lors par les nombreux lépi-

(1) M^{me} SCHINDLER. — Notes, in *Bull. Soc. Sc. Nat. du Maroc*, t. I, 1920-21.

(2) J. CHAÎNE. — La Forêt de la Mamora et la processionnaire du Chêne. *Bull. Soc. Et. Vulg. Zoo. Agr.*, 1919.

(3) P. VAYSSIÈRE. — Les insectes nuisibles aux cultures du Maroc. *Ann. Epiph.*, t. VII, 8^e fasc., 1919.

doptéristes qui ont chassé au Maroc à diverses époques de l'année ; il s'agissait bien certainement de *L. dispar*. Le catalogue dressé par Ch. OBERTHÜR (1), d'après les récoltes de H. POWELL, ne mentionne pas *L. dispar*, mais H. POWELL nous a déclaré qu'il n'y a eu là qu'une simple omission ; les listes de Lord ROTHSCHILD (2) l'ont au contraire compris, plus tardivement. D'après les dires de POWELL, d'après un interrogatoire des indigènes concernant des époques plus reculées, il n'y a pas de doute que *dispar* existe depuis fort longtemps ; c'est ce que confirme d'ailleurs une répartition assez large et la présence de nombreux parasites aussi largement répartis.

Toutefois *L. dispar* ne se trouve pas partout au Maroc : il paraît localisé dans les forêts de Chênes-liège voisines de la côte atlantique et même ne s'est pas développé dans les régions de ces forêts situées à plus de 50 à 80 km. de la côte, selon les points. Autant qu'on peut le croire, à la suite de nombreux voyages d'investigations entomologiques, les immenses forêts de Chênes-verts et les îlots plus restreints de Chênes-Zéens, qui sont parfois assez ravagés par *Malacosoma neustria* n'hébergent pas *Lymantria dispar*. Ces essences étant notoirement connues comme susceptibles de nourrir les chenilles, il est à supposer que la présence de l'insecte est limitée par des influences climatologiques côtières ; nous n'avons fait toutefois aucune recherche sérieuse dans cette voie.

CYCLE ÉVOLUTIF. — Dans les forêts de la Mamora et des Zaers où *L. dispar* pullule, le cycle évolutif général est le suivant : l'éclosion des chenilles commence, selon les années, entre le 15 février et le 15 avril et s'étend sur une période d'un mois à un mois et demi ; les papillons sortent des enveloppes de chrysalides entre fin avril au plus tôt et le début de juillet au plus tard ; l'évolution des œufs embrasse la période restante de l'année.

Bien que nous n'ayons pas dirigé principalement notre étude sur le cycle évolutif, il nous paraît utile de donner à ce sujet quelques indications comparatives plus précises, en nous aidant des intéressants résultats de travaux biologiques modernes.

(*Œufs*. — Aux États-Unis d'après FERNALD (3), les œufs sont déposés en été peu après l'éclosion des papillons... le développement embryonnaire est rapide, surtout quand il fait chaud : des œufs du 10 août montraient des embryons bien développés le 26... les œufs fertiles, qui ont

(1) Ch. OBERTHÜR. — Etudes de Lépidoptérologie comparée. Fasc. XIX, 1^{re} partie, 1922.

(2) Lord ROTHSCHILD. — List of Lepidoptera collected April to end of June 1925, by E. Hartert and F. Young, in Morocco. *Bull. Soc. Sc. Nat. du Maroc*, t. V, n^{os} 7-8, 1925.

(3) C.-H. FERNALD. — The Gipsy moth, part. II, 1896.

d'abord une couleur saumon foncé, foncent encore beaucoup par suite du développement de l'embryon qui est entièrement formé en trois semaines... les éclosions ont lieu au printemps depuis la fin avril jusqu'au milieu de juin selon les lieux de ponte, le temps, etc. L'éclosion la plus précocement notée est du 1^{er} avril, la plus tardive du 18 juin.

Plus récemment, en 1928, R.-T. WEBBER nous a donné par lettre les renseignements suivants qui lui ont été communiqués par son collègue le Dr John SUMMERS : en trois semaines environ le développement de l'embryon est presque achevé, puis il y a arrêt et le développement reprend au printemps, deux semaines avant l'éclosion.

En Europe, d'après RATZEBURG, les œufs éclosent au printemps suivant l'été de la ponte, ou par exception en automne, comme l'auteur l'a vu le 5 septembre 1836.

Les facteurs influant sur la durée de cette évolution ont été entrevus par FERNALD : « Au début de septembre 1895, à Woburn, où les chenilles « avaient commis de graves déprédations, il y a eu des éclosions nombreuses. Cela semble résulter de conditions spéciales : précocité de la « génération I qui avait pondue avant que, ailleurs, la même génération « soit arrivée au stade chrysalide. Quoique le développement de *dispar* « soit activé par la chaleur, des expériences de 1893 et 1894 semblent « montrer qu'un certain froid est nécessaire à la maturation des embryons : la possibilité de la génération II semble liée à cette condition, « car à Woburn, en 1895, il y a eu justement une période de froid, puis « l'éclosion a été possible à cause de la grosse chaleur (112° F.) ».

Au Maroc, dans la forêt de la Mamora, les œufs sont pondus dans le courant des mois de mai, juin ou juillet selon les années ; en moins de trois semaines, le développement de l'embryon semble achevé, la jeune chenille prête à éclore, mais de même qu'en Europe et en Amérique, l'évolution subit alors un temps d'arrêt (diapause) et les éclosions ne se produisent qu'après le début des premières chaleurs succédant aux plus grands froids de l'hiver : par exemple 15 mars 1926, 3 mars 1928, 10 février 1929. Cependant il arrive aussi qu'à la suite de quelques journées de fortes chaleurs succédant à des périodes automnales anormalement froides on puisse observer des éclosions en novembre et décembre.

A l'aide de la théorie de ROUBAUD (1), sur les causes physiologiques provoquant et interrompant le sommeil hivernal chez les Muscides, il paraît d'abord aisé de coordonner ces diverses observations et de comprendre comment évolue l'œuf de *L. dispar*. L'hypothèse de l'intoxication héréditaire entraînant la cessation de la vie active et l'apparition

(1) E. ROUBAUD. — Etudes sur le sommeil d'hiver des Muscides. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, LVI, 1922.

Sur l'hivernation de quelques mouches communes. *Bull. Soc. Entom. Fr* 1927, pp. 24-25.

d'une diapause au cours de laquelle l'organisme de l'insecte s'épurerait pendant la période froide de l'année, semble trouver ici son application. Cependant les travaux beaucoup plus complets et précis de M^{lle} COUSIN (1), basés sur d'importants élevages et des séries d'expériences, conduisent à éliminer tout à fait cette théorie et à rechercher ailleurs le déterminisme de la vie ralentie. En ce qui concerne *Lymantria dispar*, aucune étude suivie n'a été faite, et nous nous contenterons donc de dire, à la suite de FERNALD, que dans la nature la succession anormalement rapide de périodes chaudes à de courtes périodes relativement froides exceptionnelles entraîne un certain pourcentage d'éclosions précoces et l'apparition d'une génération à chenilles hivernales. FERNALD a tenté d'élever des chenilles de cette génération, mais dès avant le stade V la mortalité a atteint 75% dans ses élevages; pour notre part, nous en avons obtenu quelques papillons adultes, bien que la mortalité ait été d'environ 90% avant le stade de chrysalide.

Le nombre des œufs pondus par une même femelle est, d'après FERNALD, 450 à 600, exceptionnellement 1.000; au Maroc, les chiffres les plus fréquemment trouvés sont voisins de 600.

L'éclosion des œufs d'une même ponte embrasse une durée fort variable, d'autant plus courte que la température est plus forte; FERNALD avait noté celle de 17 jours, mais en chambre chauffée, nos chiffres moyens sont plus rapprochés d'un mois dans les conditions naturelles. Mais il y a lieu de noter surtout qu'en Mamora, les éclosions, pour un ensemble de pontes, peuvent se succéder pendant un à deux mois et plus.

Chenilles. — La durée de développement des chenilles a été étudiée en Amérique par FERNALD : elle varierait de six à douze semaines selon les conditions, car pendant le froid et la pluie, les chenilles mangeraient peu et croîtraient lentement. Des chiffres moyens seraient quarante à cinquante et un jours, ainsi répartis : Stade I, 8-12 jours; stade II, 7-9 jours; stade III, 6-7 jours; stade IV, 5-7 jours; stade V, 6-8 jours; stade VI, 8 jours; les femelles seules passeraient par un septième stade larvaire. Par ailleurs le nombre des stades serait variable, quelques individus aberrants mâles et femelles n'ayant présenté que quatre mues, d'autres cinq mues.

Nos observations, au Maroc, n'ont fait que confirmer ces données, aussi nous abstiendrons-nous de les exposer en détail et d'indiquer les rapports avec les températures.

Le développement paraît être un peu plus lent, en moyenne 45 à 55 jours, dans les conditions naturelles; le stade VII, pour les femelles, est rare. En nourrissant les chenilles dans des claies d'élevage avec des

(1) M^{lle} G. COUSIN. — Notes in C. R. de la Société de Biologie T. C. nos 8, 9, 10, 11, 22, 23, 24, 25.

rameaux coupés, c'est-à-dire en leur fournissant un feuillage pauvre en eau, on obtient une augmentation de la durée d'évolution et généralement une diminution du nombre des mues (1). Ce fait explique, étant donné la relative siccité du feuillage du chêne-liège, que malgré des températures plus fortes en moyenne, le Maroc donne lieu à une évolution plus lente qu'aux Etats-Unis, et que le nombre des stades ait quelque tendance à diminuer. (A noter que les chenilles de *L. dispar*, mises en présence de gouttelettes d'eau, les absorbent).

P. MARCHAL (2) a noté, d'après les travaux de divers auteurs, que le phénomène de la mue n'est pas lié d'une façon fatale à celui de la croissance, certains insectes muant régulièrement aussitôt après l'éclosion sans avoir grandi (exemple : larves de mouches); d'autres continuant à muer après achèvement de la croissance (Collembolés, d'après SOMMER) ou après la maturité sexuelle (Thysanoures, d'après PRZIBRAM). Cette absence de liaison n'a peut-être pas été signalée chez les Lépidoptères pour lesquels le fait ne peut avoir qu'un caractère accidentel : elle s'est présentée souvent dans nos élevages chez des individus des stades I et II et une fois chez un individu du stade V, en correspondance avec une sous-nutrition marquée : nous avons alors observé deux mues successives sans accroissement de taille, séparées par un laps de temps supérieur à la durée normale du stade.

Les chenilles nées en automne ne sont pas rares dans la forêt de la Mamora ; celles que nous avons élevées se sont développées lentement (70 à 81 jours) et ont donné un taux élevé de mortalité. Quelques individus ont formé des adultes mâles et femelles féconds dont les œufs ne sont pas éclos dans nos boîtes d'élevage.

Chrysalides. — La durée du stade de chrysalide en Mamora est de 14 à 18 jours, donc supérieure à ce qu'elle est aux Etats-Unis : 7 à 14 jours, d'après FERNALD. Nous ne pouvons expliquer les raisons de ces différences.

Papillons. — Nous n'avons fait aucune observation originale intéressante sur la biologie des insectes adultes ; nous n'aurons à exposer à ce sujet que quelques remarques sur les conditions de la ponte, dans les chapitres suivants.

POLYPHAGIE DES CHENILLES. — La question de la polyphagie des insectes phytophages est rarement posée d'une manière rationnelle. Les observateurs ont l'habitude de noter dans la nature les plantes sur les-

(1) Nous avons publié un tableau de durées de croissance dans ces conditions dans les *Ann. des Epiph.*, t. XIII, n° 3 ; nous pourrions en ajouter d'autres, plus complets, ce qui nous semble inutile.

(2) P. MARCHAL. — Physiologie des insectes, in *Dictionnaire de Physiologie*, de Ch. Richet.

quelles ils ont vu l'espèce se nourrir, sans tenir compte de l'âge des individus ni d'aucun des facteurs qui ont conduit à la coïncidence observée. Souvent aussi, on soumet une espèce à une série d'expériences dans laquelle on se contente d'offrir aux individus diverses espèces végétales et de constater quelles sont celles qui donnent lieu à une attaque. Ces méthodes primitives ont d'abord été appliquées à *L. dispar*, et FERNALD et FORBUSH ont ainsi donné une liste de quatre-vingt-dix-neuf espèces végétales appartenant, pour la plupart, à des genres différents. Les Américains se sont pourtant rendu compte de l'erreur initiale de méthode, après avoir remarqué que les chenilles ne peuvent se nourrir de feuilles de *Pirus* qu'après le deuxième stade. Aussi les expériences pourtant plus étendues de MOSHER (1) n'ont-elles permis de retenir que quarante essences favorables au développement complet, et trente-deux autres permettant accidentellement son développement.

Dans la forêt de la Mamora, il apparaîtrait bien que la polyphagie n'est pas identique à ce qu'elle est en Amérique : dans ce pays, les *Pirus* sont indiqués dans la liste des plantes favorables, alors qu'au Maroc les résultats sont généralement négatifs avec *Pirus mamorensis* dans la nature et avec *Pirus malus* et *P. communis* en expérience. Au cours des plus fortes pullulations de chenilles en Mamora, lorsque la défoliation du chêne-liège est totale, on ne peut manquer de remarquer les taches vertes formées par les *Pirus mamorensis* ; en observant les choses de plus près, on voit que certains de ces *Pirus*, bien que couverts de chenilles, sont indemnes de toute attaque, alors que d'autres sont plus ou moins défeuillés et parfois même sont tout à fait privés de leurs feuilles. Or la qualité de l'arbre ne peut être mise en cause, car d'une année à l'autre se produisent des changements : tel arbre, demeuré indemne en 1926 et alors couvert de cadavres de chenilles, a été au contraire partiellement défeuillé en 1927 par des insectes qui ont pu y achever leur évolution. Autant qu'il en a pu être jugé, les individus en présence de ces *Pirus* n'ont pas été dans les deux cas d'âges bien différents et n'avaient pas non plus subi la famine dans des conditions bien différentes. Il faut donc croire que la faculté de changer de nourriture est variable selon les individus, que l'affinité varie et que l'espèce ne présente pas à cet égard une qualité fixe, les individus dépendant en quelque mesure des événements qui se sont produits dans la lignée ascendante. Faute d'avoir pu étendre nos investigations dans cette voie, nous nous abstenons toutefois de proposer une explication plus précise.

(1) F.-H. MOSHER. — Food Plants of the Gipsy Moth in America U. S. Dep. of agr. Bull., n° 250, 1915.

DEUXIÈME PARTIE

COMPORTEMENT DES CHENILLES DE LYMANTRIA DISPAR

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

CHAPITRE I^{er}. — COMPORTEMENT NORMAL DES CHENILLES AU CONTACT DES ARBRES NOURRICIERS.

CHAPITRE II. — MODIFICATIONS ACCIDENTELLES DU COMPORTEMENT DES CHENILLES.

CHAPITRE III. — COMPORTEMENT VISUEL. — LA VISION OCELLAIRE DES CHENILLES.

INTRODUCTION

Nous avons divisé en deux parties l'étude du comportement des chenilles de *Lymantria dispar*.

La première partie est consacrée à la manière de vivre et d'agir la plus commune, c'est-à-dire la plus répandue, dans la forêt de la Mamora, qui peut être définie de la manière suivante : *les chenilles demeurent toujours au contact de l'arbre dont le feuillage leur sert de nourriture*.

Il s'y agit en somme du comportement normal, le plus simple, qui est fonction des facteurs physiologiques internes de l'animal en même temps que des facteurs externes entrant *nécessairement* en jeu dans la localité considérée.

Les phénomènes généraux que nous décrivons dans cette partie affectent toutes les chenilles (sauf rares exceptions) et remplissent à eux seuls la vie de la plupart des individus : ils sont relativement peu compliqués et ne diffèrent pas beaucoup de phénomènes analogues déjà signalés par divers auteurs à propos du comportement d'autres larves d'insectes.

La seconde partie comprend l'étude des comportements accidentels qui n'affectent que partie des individus et ne sont donc pas nécessaires ; elle s'applique surtout aux phases de l'existence hors du contact de l'arbre nourricier. Cette dernière étude conduit à aborder des problèmes plus compliqués et plus nouveaux, dont la solution révèle l'existence chez *L. dispar* de facultés visuelles non encore reconnues chez les larves d'insectes et même chez les Arthropodes en général.

Les deux parties font chacune l'objet d'un chapitre, mais en raison de leur importance, les recherches relatives à la vision ont été placées dans un troisième chapitre spécial.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE 1^{er}

COMPORTEMENT NORMAL DES CHENILLES AU CONTACT DES ARBRES NOURRICIERS

DONNÉES GÉNÉRALES ; ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION.

RECHERCHES PERSONNELLES

I. — LES PLACES DE REPOS.

- A) *Repos des chenilles âgées (stades V et VI) sur les troncs et branches maîtresses et dans les cavités de l'arbre.*
- B) *Repos des chenilles âgées (stades V et VI) sur le feuillage.*
- C) *Repos des chenilles jeunes (stades I, II, III, IV) sur le feuillage.*
- A') *Début du repos des chenilles âgées sur le tronc et les grosses branches.*
- B') *Début du repos des chenilles âgées sur le feuillage.*
- C') *Début du repos des chenilles jeunes sur le feuillage.*
- Conclusions.*

II. — CONDITIONS GÉNÉRALES DU REPOS.

- A) *Luminosité.*
- B) *Chaleur.*
- C) *Humidité.*
- D) *Age des chenilles.*
- E) *Etat physiologique.*
- F) *Eloignement du substrat nutritif.*
- Conclusions.*

III. — CESSATION DU REPOS.

- A) *Rôle de la luminosité.*
- B) *Rôle de l'état physiologique.*

IV. — DÉPLACEMENT DES CHENILLES DEPUIS LES PLACES DE REPOS JUSQU'AU FEUILLAGE.

V. — COMPORTEMENT DES CHENILLES SE NOURRISSANT SUR LE FEUILLAGE. — CONDITIONS DE LA NUTRITION.

VI. — CESSATION DE LA NUTRITION.

- A) *Rôle de la luminosité.*
- B) *Rôle de l'état physiologique.*

VII. — DÉPLACEMENT DES CHENILLES DEPUIS LE FEUILLAGE JUSQU'AUX PLACES DE REPOS.

VIII. — MODIFICATIONS DU COMPORTEMENT AU MOMENT DES MUES.

IX. — LES MOUVEMENTS INITIAUX DES CHENILLES AU SORTIR DE L'ŒUF.

X. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS. — RÉSUMÉ DU COMPORTEMENT NORMAL.

DONNÉES GÉNÉRALES : ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION. — Il est d'observation courante que les chenilles de *L. dispar* n'occupent pas en tout temps sur les arbres des emplacements quelconques, ni ne vont pas simplement d'une feuille à une autre selon les besoins de la nutrition. D'emblée, l'observateur le moins averti ne peut manquer d'être frappé par l'ordonnance d'ensemble de leurs mouvements : à certaines heures du jour, certains jours à l'exclusion d'autres jours, le tronc d'un arbre est parfaitement couvert d'une quantité d'individus qui se pressent les uns contre les autres, alors que le feuillage en est tout à fait dégarni ; à d'autres moments, le même tronc est à peu près désert, tandis que les insectes, peuplant le feuillage, se nourrissent activement ; à d'autres moments encore, les chenilles sont toutes immobiles sur troncs et branches, et paraissent endormies.

Il y a donc, chez l'espèce qui nous occupe, des phases successives d'activité ambulatoire, de repos, d'activité nutritive, qui se produisent simultanément pour un ensemble d'individus.

Ces faits ont été reconnus dès longtemps par divers auteurs et certains d'entre eux ont essayé, au moyen d'observations suivies, de reconstituer le cycle d'activité des chenilles au cours d'une journée. Par là ils ont été amenés à émettre, d'une manière tout à fait superficielle, quelques hypothèses préliminaires sur le déterminisme du comportement, mais il faut reconnaître que le mystère presque entier plane encore sur des causes directrices qui ne sont pas toujours faciles à identifier et à classer en facteurs naturels simples.

En Amérique, KIRKLAND et MINNOTT ont noté qu'en règle générale, les chenilles de *dispar* se tiennent le jour sur l'écorce à des « places de repos » et vont manger le feuillage pendant la nuit. Leurs observations ont été décrites et interprétées par FERNALD (1).

KIRKLAND s'est appliqué à suivre des chenilles demi-adultes et adultes pendant plusieurs nuits (7 à 8 et 8 à 9 juillet 1893). Les insectes se trouvaient initialement, c'est-à-dire en fin de journée, immobiles sur le tronc d'un arbre, près de la base. A 19 h. 30, se produit le premier départ : la chenille s'élève sur le tronc, malgré quelques arrêts et retours en arrière, et à 21 h. 50, commence à manger le feuillage à 16 pieds au-dessus du point de départ ; à environ 3 h. du matin, elle cesse de se nourrir et se dirige vers le bas. A 4 h. 25, toutes les chenilles sont en repos sous un bourrelet ou dans les crevasses de l'écorce.

MINNOTT a observé des faits semblables par nuits claires, étoilées, calmes : par exemple une chenille se met en marche à 19 h. 40, commence à manger 15 pieds plus haut à 20 h., cesse à 3 h. 20, se met en mouvement,

(1) C.-H. FERNALD. — The gypsy Moth, part. II.

descend et s'arrête à 4 h. 10 au bourrelet, à l'approche du jour. FERNALD conclut en écrivant : « En résumé : 1) les grandes chenilles quittent le repos entre 19 h. et 20 h. ; 2) elles vont par petites étapes, avec arrêts et retours en arrière quand la distance à parcourir est grande ; 3) quand la distance est petite elles vont manger tout droit sans arrêt ; 4) pendant la nuit elles mangent et se reposent, alternativement ; 5) en règle générale elles vont manger chaque nuit à la même place et reviennent le jour à la même place ; 6) elles cessent de manger entre 3 h. et 4 h., au jour, mais un peu plus tard lorsque le temps est nuageux. Il semble que les premières lueurs du jour soient le signal du retour. »

Plus récemment, en 1919, d'autres observations, dont les résultats sont bien différents, ont encore été faites en Amérique, par CH.-W. MINNOTT (1), sur des chenilles du stade I, dans une forêt de chênes. Un arbre ayant été entouré d'un échafaudage, l'observateur occupa son poste à diverses reprises et notamment entre 3 h. 45 et 19 h. 30. Il nota alors ceci : le repas commence peu après le jour et la nutrition devient de plus en plus active tandis qu'augmente la température, jusqu'à un maximum entre 9 h. et 11 h. ; à ce moment se place un maximum de l'activité ambulatoire des insectes à la recherche de la nourriture. Puis il y a une diminution au milieu du jour, la majorité des chenilles cherchant l'ombre à la face inférieure des feuilles. Dans l'après midi, se place un second maximum de l'activité nutritive et ambulatoire entre 15 h. et 17 h. auquel succède une phase d'activité progressivement décroissante.

Tels sont les principaux faits connus relatifs au comportement des chenilles de *L. dispar* ; les auteurs qui les ont relatés ne se sont pas attardés à en rechercher le déterminisme précis : partant du point de vue utilitaire de la lutte à engager contre l'insecte, ils ont noté d'abord les éléments qui leur paraissaient intéressants à cet égard et n'ont pas cherché à dégager des principes de biologie générale.

RECHERCHES PERSONNELLES. — Pour reconnaître le déterminisme de l'activité des chenilles de *L. dispar* au Maroc, il nous a paru nécessaire d'en examiner séparément et spécialement les diverses phases. Nous étudierons : I) *Les emplacements de repos des chenilles* ; cela nous entraînera à chercher comment s'effectue l'arrêt à la fin de la phase ambulatoire qui précède le repos. II) *Les conditions générales du repos*. III) *La cessation du repos*. IV) *Le déplacement depuis les lieux de repos jusqu'au substrat nutritif*. V) *La phase de nutrition*. VI) *La cessation de la nutrition*. VII) *Le déplacement depuis le substrat nutritif jusqu'aux places de repos* ». Pour terminer l'étude du comportement normal,

(1) CH.-W. MINNOTT. — The gipsy Moth on cranberry bogs (U. S. Dep. of. Agr. Bull., n° 1093).

nous verrons enfin quelles modifications se produisent au moment des mues et nous suivrons les mouvements initiaux des jeunes chenilles depuis l'éclosion jusqu'au début de la nourriture.

Mais avant d'examiner en détail ces diverses questions il convient de donner une première définition provisoire des termes de « repos » et de « places de repos » employés par les auteurs américains et que nous avons conservés dans notre étude.

Par « repos » d'une chenille, on pourrait entendre toute attitude d'immobilité affectant l'insecte pendant un laps de temps quelconque. Ces phases sont fort nombreuses et se répètent un grand nombre de fois au cours d'une même journée. Le mot est appliqué ici dans un sens plus restreint, définissant les phases d'immobilité prolongée, particulièrement celles qui affectent les chenilles âgées pendant le jour, et à l'exclusion des courtes phases d'immobilité qui se produisent fréquemment pendant la nutrition ou qui interrompent momentanément la locomotion. Ainsi les « places de repos » sont celles où les insectes s'immobilisent pendant une longue durée.

I. — LES « PLACES DE REPOS ». — Plusieurs auteurs ont énuméré les emplacements de repos des chenilles; mais les seules observations originales semblent avoir été celles de FERNALD et de ses aides. FERNALD cite des catégories d'emplacements, qu'il considère comme relativement abrités des influences extérieures et notamment des rayons solaires: creux des arbres âgés, dessous des écorces décollées, fentes des écorces, dessous des bourrelets et des branches maîtresses; mais cependant, d'après cet auteur, toutes les chenilles ne se tiennent pas nécessairement en des places abritées, et aucune règle absolue ne peut être formulée.

Bien que ces emplacements paraissent à première vue fort divers, notre étude faite dans la forêt de la Mamora permet bien, croyons-nous, d'en donner les caractères essentiels.

A) *Repos des chenilles âgées (stades V et VI) sur les troncs et branches maîtresses et dans les cavités de l'arbre.* — Si l'on observe les chenilles âgées en plein après-midi d'un beau jour de printemps, dans certaines régions de la forêt où les arbres sont relativement vieux, présentant de gros troncs et de fortes branches, le feuillage étant peu épais mais assez abondant pour fournir une nourriture facile, on les trouve en général presque toutes immobiles, soit dans les creux profonds et obscurs du tronc ou des grosses branches, soit dans de simples fentes plus ou moins ouvertes des couches de liège, soit aussi sur des parties convexes nullement abritées. Cette observation peut être faite sous diverses conditions météorologiques, aux différentes heures de la journée, sauf la nuit; nous avons noté la même localisation pour des températures variant entre

10° et 30° et pour des éclaircissements compris entre la lumière diurne diffuse atténuée par des nuages et l'éclat du plein soleil à midi dans un ciel clair. De même le vent, même très violent, reste sans influence sur la distribution des insectes qui se tiennent aussi bien du côté exposé que du côté abrité. Les variations hygrométriques n'ont pas été mesurées, mais par temps brumeux, l'air étant presque saturé de vapeur d'eau, le phénomène reste le même qu'au milieu des journées les plus sèches.

B) *Repos des chenilles âgées* (stades V et VI) *sur le feuillage*. — En mai 1928, dans les mêmes régions de la forêt où les arbres ont les mêmes caractères essentiels, nous avons trouvé plusieurs fois les chenilles âgées au repos sur le feuillage ou sur des rameaux de faible diamètre ; les troncs étaient alors presque déserts, et les branches maîtresses peu peuplées. Cependant les conditions météorologiques étaient alors identiques à celles se rapportant à certaines des observations indiquées ci-dessus en A.

Dans d'autres régions de la forêt, où les arbres plus jeunes, plus vigoureux, ont un feuillage relativement abondant et épais, les troncs et branches étant de moindre importance, le cas du repos sur le feuillage est beaucoup moins rare : la répartition des chenilles semble alors à peu près quelconque et l'on ne saurait dire que des surfaces égales de feuillage et de tronc sont peuplées de quantités bien inégales d'individus.

C) *Repos des chenilles jeunes* (stades I, II, III, IV) *sur le feuillage*. — Il n'y a pas d'opposition de répartition bien tranchée quant à la période de repos entre les chenilles des stades IV et V, mais il faut noter dès maintenant que les chenilles jeunes ne se comportent pas comme celles plus âgées, les premières ne présentant pas de phases d'activité et d'immobilité aussi nettement séparées et prolongées. En règle générale, les jeunes individus demeurent sur le feuillage, et on ne peut presque jamais les voir immobiles pendant longtemps sur les écorces, où ils ne sont entraînés qu'accidentellement. Par conséquent, l'étude des places de repos ne s'applique pas aux jeunes chenilles.

*
* *

L'examen des places de repos, tel que nous venons de le faire d'un point de vue statique, est manifestement insuffisant à les définir et à en expliquer la répartition ; il nous a permis de localiser la question et a donné les indications suivantes : il n'y a pas pour les chenilles âgées d'emplacements fixes et invariables, dépendant uniquement du substratum ; d'autre part, les variations diurnes des facteurs météorologiques sont sans action sur les insectes au repos, qui demeurent en général immobiles à la place prise initialement. Il convient donc de déterminer les conditions auxquelles satisfont les emplacements au début du repos.

A') *Début du repos des chenilles âgées sur le tronc et les grosses branches.*—

Par les belles journées claires, sur les vieux arbres à feuillage clairsemé, au moment où la lumière du soleil levant a acquis une certaine intensité, on voit les insectes se mouvoir en tous sens. Errant de feuille en feuille, de rameau en rameau, ils atteignent bientôt, d'autant plus vite qu'ils sont plus grands et plus mobiles, des branches de gros calibre ou le tronc de l'arbre ; le mouvement peut se prolonger fort longtemps, une heure, deux heures et plus. Parfois un individu traverse une plage ombragée de petites dimensions, mais ne s'y arrête pas ; exceptionnellement il s'y arrête un instant, puis repart. Mais arrive un moment où la chenille atteint une grosse branche ou le tronc, et y rencontre de plus larges plages ombragées ; elle continue à circuler, montant, descendant, passant du côté E. le plus éclairé au côté W. qui ne l'est pas, puis revenant du côté E. Les allées et venues comportent alors de plus en plus d'arrêts, particulièrement du côté ombragé dans son ensemble et dans les zones d'ombre projetée sur les autres côtés ; enfin elle s'arrête définitivement, en un endroit ombragé. Toutefois les plages d'ombre de petites dimensions ne suffisent pas à provoquer l'arrêt ; l'animal ne s'immobilise qu'après un certain temps de circulation ralentie à l'ombre.

B') *Début du repos des chenilles âgées sur le feuillage.* — Le 19 mai 1928, par temps couvert, nous observons le début du repos des chenilles âgées sur les mêmes vieux arbres à feuillage clairsemé. Le phénomène se produit tardivement : à 8 h. du matin, 75% environ des individus commencent à circuler de feuille en feuille, de rameau en rameau, mais s'arrêtent bientôt sans que la plupart d'entre eux aient atteint de grosses branches ou les troncs.

Dans les régions de la forêt où les arbres ont un feuillage touffu, le phénomène est fréquent même si le temps est clair, là où la lumière solaire est tamisée par le feuillage ; de larges zones ombragées se présentent sur les feuilles et les rameaux, où les chenilles s'immobilisent à peu près au hasard sans avoir effectué de longs déplacements.

C') *Début du repos des chenilles jeunes sur le feuillage.* — Le repos prolongé ne se présente pas chez les jeunes chenilles, mais on peut observer le phénomène chez certains individus des stades III et IV : des taches ombragées de faibles dimensions suffisent à provoquer l'arrêt, de sorte que bien souvent une plage d'ombre sur un rameau, ou une large feuille dressée dans un plan vertical perpendiculaire à la direction des rayons solaires, constituent les emplacements de repos.

Conclusions. — Les places de repos des chenilles ayant atteint ou dépassé le quatrième stade larvaire sont initialement des places ombragées, et n'ont aucun rapport direct avec la nature du substrat ; aux che-

nilles de petites dimensions suffisent des plages non éclairées de petites dimensions, qui se trouvent aussi bien sur le feuillage que sur les branches maîtresses ou sur les troncs ; les chenilles plus grandes, au contraire, ne trouvent pas sur les vieux arbres à feuillage réduit de telles places et c'est pourquoi on ne les trouve pas immobilisées ailleurs que sur les troncs et les branches, sauf si le temps est très nuageux ; sur les arbres plus touffus, le feuillage peut suffire. Lorsque immobilisées, les chenilles de tous stades sont peu sensibles aux variations météorologiques : les places de repos ne changent pas ou changent peu.

En d'autres termes et plus généralement, on peut dire que les chenilles s'immobilisent à des places ombragées dont les dimensions sont avec celles de leur corps dans un certain rapport tel qu'elles peuvent avant l'arrêt y effectuer d'assez larges déplacements sans en atteindre les bords. Il est difficile toutefois de chiffrer numériquement ce rapport de dimensions, qui semble assez variable selon les individus, selon la luminosité et selon la forme des plages d'ombre. On pourrait être tenté de l'évaluer sous la forme suivante : indiquer au numérateur la longueur du chemin parcouru à l'ombre par l'individu et au dénominateur la longueur de l'individu. De cette manière on tiendrait compte de ce que l'insecte ne circule pas en ligne droite, mais en tous sens, rebroussant chemin parfois. Le résultat moyen serait alors le suivant : l'insecte parcourt à l'ombre, au minimum, dix à cinquante fois sa longueur ; cependant, lorsqu'il est jeune, il peut souvent s'arrêter après avoir parcouru cinq fois sa longueur. Nous ne pensons pas pouvoir donner une approximation moins grossière, d'autres facteurs secondaires pouvant entrer en jeu pour modifier les résultats.

II. — CONDITIONS GÉNÉRALES DU REPOS. — Toutes les chenilles de *L. dispar* traversent des périodes d'activité ambulatoire et nutritive et des périodes de repos plus ou moins longues. Mais si nous nous limitons à examiner les conditions du repos durable aux emplacements définis ci-dessus, l'observation simple montre qu'elles ne sont pas quelconques, et permet de reconnaître d'emblée quelques facteurs immédiats et médiats du déterminisme du repos.

A) *Luminosité*. — Le repos est diurne, si les autres conditions sont satisfaites : nous n'avons jamais noté de longs repos nocturnes, dépassant deux heures, sauf chez les chenilles approchant de la mue. Lorsque la luminosité est relativement faible et diffuse au début du jour, le repos est moins général et moins complet que lorsque le soleil brille dans un ciel pur : on compte alors souvent un pourcentage élevé d'individus actifs se nourrissant par instants. Mais il faut noter que le repos diurne peut se produire en des places tout à fait obscures (par ex. à l'intérieur de galeries de *Cossus cossus* ou de *Cerambyx cerdo*).

B) *Chaleur*. — Nous avons noté des repos diurnes entre 10° et 30° ; toutefois, les basses températures ne se prolongeant pas au delà des heures matinales, indépendamment de la luminosité, il nous est impossible de dire si, par temps couvert, la moindre généralité du repos diurne n'est pas due pour partie à la température corrélative. Nous verrons en effet que la température a un rôle effectif sur l'activité nutritive de *L. dispar*.

Lorsque la chaleur est très forte, le repos devient règle générale quelles que soient les autres conditions : les mouvements sont alors totalement inhibés. Nous avons obtenu ce résultat à 45° en lumière atténuée. Dans la nature, nous l'avons observé au milieu du jour en plein soleil sur des chenilles affamées, le thermomètre à alcool marquant 48°.

C) *Humidité*. — L'état hygrométrique de l'air ne semble avoir aucune influence sur le repos.

D) *Age des chenilles*. — Le repos diurne prolongé n'affecte pas normalement les chenilles avant le quatrième ou le cinquième stade larvaire, sauf quelques variations individuelles.

E) *Etat physiologique*. — Sauf dans les cas de températures anormalement fortes cités plus haut, le repos n'affecte que les chenilles bien nourries, qui ont trouvé pendant la nuit un feuillage suffisamment abondant, et pour les chenilles jeunes (stade IV, voire V), assez tendre. On n'observe jamais de repos diurne sur les arbres dont les défoliations sont totales ou importantes, sauf chez les individus près de muer ou de chrysalider ; sur les arbres pourvus de vieilles feuilles coriaces à l'exclusion de feuillage tendre, le repos n'affecte que partie des individus.

F) *Eloignement du substrat nutritif*. — Le repos sur le feuillage n'est pas exactement identique au repos hors du feuillage : il est certainement moins complet, moins durable, moins général ; à n'en pas douter l'éloignement du feuillage est une condition déterminante secondaire du repos. On peut d'ailleurs provoquer un repos partiel chez les chenilles bien nourries de tous les stades, simplement en les plaçant hors du feuillage, à l'obscurité comme à la lumière.

Conclusion. — L'état de repos des chenilles est lié étroitement à la réplétion gastrique et à l'état de développement des individus ; il dépend en outre plus ou moins immédiatement de facteurs externes tels que la luminosité. Nous pourrions mieux préciser le déterminisme du repos lorsque nous aurons observé le cycle complet de l'activité.

III. — CESSATION DU REPOS. — Etant donné ce que nous avons dit des conditions du repos, il faut s'attendre à en trouver la terminaison liée au changement de ces conditions. Les observations et les expériences suivantes confirment cette hypothèse.

A) *Rôle de la luminosité.* — L'après-midi du 2 juin 1927, nous choisissons pour les observations deux arbres assez voisins : 1° un petit arbre de 6 m. de hauteur environ, tronc d'environ 20 cm. de diamètre, situé en un endroit relativement obscur par suite du voisinage d'Acacias et de pins très touffus masquant le soleil couchant et la lueur crépusculaire de l'W. dans une large mesure ; 2° un gros arbre d'une dizaine de mètres dont le tronc a 40 cm. de diamètre, situé dans un endroit beaucoup plus éclairé par suite de son isolement. Le gros arbre étant déjà peuplé de nombreuses chenilles, il nous suffit d'apporter un lot de 50 individus à la base du petit arbre ; ces dernières, à 18 h. 45, se trouvent au repos sur l'écorce entre 0 m. 10 et 2 m. de hauteur. Sur les deux arbres, le repos est complet jusqu'à 19 h. 40 ; il fait encore bien jour, mais le soleil est couché : en l'absence de tout courant d'air, la température est la même des deux côtés. C'est alors que commence sur le petit arbre la mise en mouvement des insectes ; ce mouvement se généralise très vite et à 20 h. il n'y a plus aucune chenille sur le tronc. Sur le gros arbre il n'en est pas du tout de même : à 19 h. 50 se manifestent les premiers mouvements du côté E. le moins éclairé, et à 20 h. du côté W. frappé par la lueur crépusculaire alors peu intense ; à 20 h. 30 les ascensions sur le tronc sont loin d'être terminées.

Cette observation indique nettement que la cessation du repos est liée à la diminution de la luminosité. Une objection pourrait cependant persister : les chenilles du petit arbre ont été mises en place à 18 h. 30 et ce dérangement a pu altérer le phénomène ; cette objection ne serait pas fondée, car nous avons souvent dérangé des chenilles vers 18 h. ou 18 h. 30 sans que par la suite elles se soient comportées différemment de leurs congénères non dérangées.

D'ailleurs l'expérience suivante supprime le doute : si l'on transporte des chenilles au repos dans une pièce tout à fait obscure sans changement de température, une heure avant le coucher du soleil, celles-ci réagissent immédiatement et se mettent en marche sans délai. (Cette expérience n'est pas d'une réalisation difficile ; il suffit de prélever des insectes au repos pendant la journée et de les placer sur deux canons de liège transportables, où elles s'immobilisent très vite après le dérangement ; à l'heure de l'expérience, on transporte les deux canons, mais on en laisse un dehors qui sert de témoin ; sur le témoin les chenilles se mettent en mouvement à la même heure que sur les arbres voisins tandis que l'examen sur l'autre canon placé à l'obscurité donne le résultat de l'expérience).

B) *Rôle de l'état physiologique.* — Après une journée de repos, les chenilles sont à l'état de vacuité gastrique : dans cette condition elles subissent l'influence d'une forte diminution de la luminosité.

Ce sont donc les chenilles affamées qui réagissent. Si l'on place à l'obscurité dès le matin des chenilles qui se sont nourries pendant la nuit, elles continuent à se nourrir (moins activement toutefois, avec des interruptions prolongées) : si on les transporte à la lumière dans le courant de l'après-midi, elles cessent de se nourrir jusqu'au soir, mais à la tombée de la nuit le repos n'est que partiellement interrompu : beaucoup d'individus demeurent encore en place. Cette expérience donne d'ailleurs un certain pourcentage de résultats tout à fait différents sur lesquels nous reviendrons à propos du rythme nycthémeral.

Par ailleurs, si l'on transporte des chenilles au repos de la lumière à l'obscurité vers midi, elles ne réagissent pas à ce changement.

L'état de plénitude ou vacuité gastrique a donc une importance capitale dans le déterminisme de la cessation du repos.

IV. — DÉPLACEMENT DES CHENILLES DEPUIS LES PLACES DE REPOS JUSQU'AU FEUILLAGE. — Lorsque les chenilles ont passé la journée aux places de repos, et que, soustraites à la lumière, elles commencent à se déplacer, il est remarquable de constater qu'elles gagnent alors les feuilles dont elles vont faire leur nourriture ; à première vue ce déplacement paraît donc orienté. Doit-on croire qu'un instinct obscur les pousse à aller là où elles trouveront des feuilles, ou bien subissent-elles l'action précise d'un ou plusieurs facteurs du milieu ambiant, qui serviraient de guide ? Le premier facteur auquel on pourrait songer est le chimiotropisme, fréquent chez beaucoup d'insectes ; mais tous les essais que nous avons faits dans cette direction nous ont donné des résultats négatifs : les chenilles de *L. dispar* ne réagissent pas à distance aux émanations chimiques des feuilles de Chêne-liège.

Une expérience très simple donne la solution du problème : nous prenons une grosse branche morte de chêne-liège, tout à fait desséchée et dégarnie de feuillage, mais pourvue de branches secondaires et de rameaux : l'ensemble, planté en terre, figure bien un petit arbre mort. Un lot d'une centaine de chenilles étant placé l'après-midi à la base du pseudo-tronc, celles-ci s'y installent et prennent au bout de quelque temps des positions de repos, à diverses hauteurs. A la tombée de la nuit commence le mouvement, qui se produit selon les lois du géotropisme négatif : du pseudo-tronc, les chenilles montent et atteignent branches et rameaux sur lesquels elles circulent ; celles dont les places de repos sont haut placées ne peuvent guère monter initialement, et vont alors en tous sens. Et si nous attachons à l'appareil un rameau feuillu, les chenilles ne se dirigent pas spécialement vers ce rameau, et ne l'atteignent qu'au hasard : si le

rameau est placé vers la base du faux arbre, la plupart ne l'atteignent même pas et, la nuit passée, errent encore affamées.

Sans expérience, le phénomène n'est pas observable dans la nature, parce que le repos ne se produit pas sur les arbres défeuillés où les chenilles ne trouvent pas de nourriture.

Au cours du grand déplacement dont nous venons d'examiner le déterminisme, au cours de tous les déplacements d'ailleurs, il est évident qu'interviennent des sensations tactiles émanant du substrat. Ces sensations dirigent le mouvement plus encore que le géotropisme : il faut accorder un rôle particulier aux soies couvrant le corps et surtout à celles des bourrelets thoraciques antérieurs, qui sont les plus sensibles aux chocs mécaniques et se trouvent les premières au contact des obstacles ; si l'on supprime ces soies, les chenilles ont une démarche beaucoup plus heurtée et beaucoup plus maladroite ; elles butent de la tête contre les obstacles avec violence, et il s'ensuit souvent un relâchement musculaire qui aboutit à la chute. Mais toutes les soies sont sensibles et leur attouchement entraîne des réactions motrices plus ou moins prononcées, variables selon la localisation. Des faits analogues ont été notés par PLATEAU (1) chez diverses espèces de chenilles et ont donc montré déjà le rôle prédominant des sensations tactiles dans le comportement.

V. — COMPORTEMENT DES CHENILLES SE NOURRISSANT SUR LE FEUILLE. — CONDITIONS DE LA NUTRITION. — A ce sujet, beaucoup d'observations ont été faites par FERNALD sur les chenilles âgées, par cet auteur et par MINNOTT sur les chenilles jeunes. Cependant ces entomologistes n'ont pas montré l'essentielle différence qui caractérise la manière d'agir des jeunes et des moins jeunes, et n'ont pas recherché les conditions générales de la nutrition. Ce qu'ils ont montré, c'est que les chenilles du stade I attaquent d'abord les organes les plus tendres de la plante, les poils du dessous des feuilles peu développées, puis le parenchyme des mêmes feuilles en y perçant de petits trous ; c'est aussi qu'après le stade I les insectes peuvent manger, parfois d'abord, puis de plus en plus, les feuilles par les bords, enfin que cette manière de faire devient de plus en plus fréquente jusqu'à devenir règle générale. FERNALD a en outre décrit le phénomène des migrations diurno-nocturnes chez les individus évolués mangeant exclusivement la nuit ; d'autre part, MINNOTT a observé ceux du stade I mangeant le jour, et son travail paraît sous-entendre que les jeunes individus se reposeraient la nuit. Mais il n'y a pas eu de liaison entre ces diverses observations, de telle sorte que l'on ne saurait en induire aucune loi générale.

En *Mamora* nous avons fréquemment observé ce qui se passe aux

(1) F. PLATEAU. — Recherches expérimentales sur la vision chez les Insectes.

divers stades, la nuit comme le jour, et dans des conditions assez diverses. Ces observations montrent que la phase de nutrition est liée avant tout à l'état physiologique des individus, ce qui paraît d'ailleurs évident *a priori*, mais que les modalités du phénomène varient selon les facteurs météorologiques. Les insectes jeunes, demeurant constamment sur le feuillage, se nourrissent à toutes heures de la journée, la nuit comme le jour et quelle que soit la température dans les limites ordinaires de la forêt de la Mamora, variant entre 15° et 30°; à titre d'exemple, nous donnons ci-dessous un tableau de la nutrition de quelques chenilles qui caractérise bien le comportement habituel :

HORAIRE	STADE I	STADE I	STADE III	STADE III	STADE III	STADE IV
10 h.	mange	immobile	immobile	immobile	mange	immobile
10 h. 40	?	mange	immobile	immobile	immobile	mange
11 h.	mange	immobile	mange	mange	immobile	immobile
12 h. 13	immobile	immobile	immobile	mange	immobile	immobile
12 h. 40	immobile	mange	immobile	mange	immobile	mange
13 h. 43	immobile	immobile	immobile	immobile	mange	immobile
14 h. 30	immobile	immobile	immobile	mange	mange	immobile
18 h. 30	immobile	immobile	mange	immobile	immobile	mange
20 h. 30	mange	immobile	mange	immobile	immobile	immobile
22 h. 43	mange	mange	immobile	immobile	immobile	immobile
0 h. 30	immobile	en marche	immobile	mange	immobile	immobile
2 h.	immobile	mange	immobile	immobile	immobile	immobile
4 h. 13	immobile	immobile	immobile	immobile	mange	mange
7 h.	immobile	mange	mange	immobile	mange	mange
8 h. 10	immobile	immobile	immobile	immobile	immobile	mange
9 h. 30	immobile	immobile	immobile	mange	immobile	immobile

Un tel tableau, analogue à ceux dressés par les observateurs américains, serait tout à fait insuffisant à lui seul pour rendre compte du phénomène, parce qu'il est trop fragmentaire, s'applique à un petit nombre d'individus et satisfait évidemment à des conditions données; mais nous en avons établi beaucoup d'autres: il ne semble pas nécessaire de les reproduire. Par ailleurs nous avons également suivi, non plus d'heure en heure, mais avec continuité pendant quelques heures, un certain nombre d'individus. On constate que les insectes emploient un tiers à un quart ou à un cinquième du temps à la nourriture; lorsqu'ils s'alimentent ce n'est pas constamment avec la même activité, néanmoins on saisit par là dans son ensemble la façon de se nourrir. Lorsque la température est élevée, la nutrition est nettement activée jusqu'à 30° ou

35°, pendant un certain temps ; en chambre close chauffée, les insectes se nourrissent ainsi, au maximum, la moitié du temps, en absorbant des quantités relativement considérables de feuillage, pendant une journée entière, après quoi l'activité se ralentit à tel point qu'il s'établit sur un ensemble de deux jours une compensation partielle indéniable. L'activation par la chaleur ne saurait étonner ; elle n'est nullement particulière à *L. dispar* ; de même il est plausible d'expliquer le repos nocturne que paraît avoir observé MINNOTT par la relative fraîcheur des nuits américaines. La luminosité n'exerce sur la nutrition, et même plus généralement sur l'ensemble du comportement des jeunes chenilles, aucun rôle notable.

Chez les insectes plus âgés, l'activité nutritive n'est plus la même que chez les jeunes, car elle est étroitement liée non seulement à l'état physiologique et aux variations de température, mais encore aux variations de la luminosité. En avançant en âge, les chenilles présentent une tendance qui, d'abord nulle, est rapidement progressive, à réagir à l'action de la lumière intense lorsqu'elles sont à l'état de réplétion gastrique. Cette réaction nouvelle que nous analysons dans le paragraphe suivant les entraîne à quitter périodiquement le substrat nutritif au lever du soleil, et ainsi s'établit le régime des migrations diurno-nocturnes, avec repos diurne succédant à un déplacement jusqu'à des places initialement ombragées.

VI. — CESSATION DE LA NUTRITION. — Ici nous délaissions de nouveau l'examen des individus jeunes qui ne présentent pas le phénomène des migrations diurno-nocturnes et n'interrompent jamais longtemps la nutrition.

A) *Rôle de la luminosité.* — Reprenons l'observation, commencée au paragraphe III, des deux arbres voisins situés dans des conditions d'éclairement différentes.

Sur les deux arbres, pendant la nuit, nous avons vu à diverses reprises des chenilles mangeant les feuilles, puis s'immobilisant ou se déplaçant quelque peu, puis recommençant à s'alimenter ; la situation ne change pas jusqu'à 4 h. du matin ; le faible éclairage de la lampe dont nous nous sommes servis n'a pas eu d'influence sur le comportement. A 5 h. 45 il fait grand jour, le soleil apparaît à l'horizon et éclaire le petit arbre d'un éclat intense : six chenilles descendent le tronc, deux autres sont vues sur les feuilles mangeant encore, mais cinq minutes plus tard ces dernières ont cessé de se nourrir ; nous suivons l'une, qui a pris une direction centripète ; elle s'arrête une dizaine de minutes sur un rameau, puis poursuit son mouvement et est perdue de vue. A 6 h., quinze chenilles se meuvent sur la partie inférieure du tronc ; à 7 h. 45, quatorze

de ces chenilles sont immobilisées sur le tronc et une seulement bouge encore. Sur le gros arbre, beaucoup plus peuplé, les phénomènes sont à peu près identiques : à 7 h. 10, 80 % des individus sont immobilisés aux places de repos, tandis que 20 % présentent encore des mouvements oscillatoires.

On pourrait se demander, à la suite de cette observation, si les chenilles cessent de se nourrir et commencent à se déplacer sous l'influence de la lumière solaire ou bien s'il ne s'agit pas de l'augmentation de la chaleur, ou encore s'il n'y a pas combinaison des deux facteurs. Entre 5 h. et 7 h. la température de l'air passe par un minimum, mais la chaleur au soleil croît cependant ; les indications du thermomètre ne suffisent pas à donner un renseignement exact.

Mais en manœuvrant une source lumineuse à 4 h. du matin, on obtient la séparation des deux facteurs possibles : les lampes ordinaires n'ayant pas donné de résultats positifs, nous avons essayé l'éclairage puissant d'un phare électrique ; dans ce cas la réponse est nette : les chenilles quittent le feuillage et vont prendre leurs places de repos hors des zones éclairées. Dès lors, le soleil levant n'a plus aucune action sur la plupart des individus, qui, immobilisés à 5 h. sur le côté E. du tronc, demeurent en place.

B) *Rôle de l'état physiologique.* — Sur les arbres dont les défoliations sont importantes, la migration du début du jour n'a pas lieu : les chenilles mal nourries errent sur l'ensemble des arbres, depuis le tronc jusqu'aux rameaux, et rongent nuit et jour le peu qu'elles rencontrent de substance nutritive.

D'autre part, si l'on fait usage du phare électrique au début de la nuit sur des arbres non défeuillés, il ne se produit qu'un court arrêt de nutrition, à peine décelable, et quelques mouvements qui ne se poursuivent pas ; au bout de quelques minutes, les chenilles recommencent à s'alimenter en pleine lumière.

VII. — DÉPLACEMENT DES CHENILLES DEPUIS LE FEUILLAGE JUSQU'AUX PLACES DE REPOS. — Ayant examiné comment cesse la nutrition, et plus haut comment s'immobilisent les chenilles, nous connaissons les conditions initiales et finales du mouvement ; il reste à savoir si ce mouvement obéit à une orientation générale et quelles en sont les lois.

D'après KIRKLAND et MINNOTT, le mouvement matinal est descendant, à l'inverse de celui du soir : les chenilles descendraient des feuilles et des branches sur le tronc ; c'est aussi ce que nous avons constaté dans les cas étudiés jusqu'ici, au moins pour une partie des individus. Or le mouvement du soir, nous l'avons vu, doit être considéré comme le simple résultat du géotropisme négatif si fréquent chez les insectes ; le sens du

géotropisme est-il donc inversé après la nutrition nocturne? Pour répondre à cette question il suffit de se rendre compte des faits sur l'ensemble d'un arbre; en observant les choses du pied de l'arbre, on voit exclusivement les individus qui parviennent sur le tronc et descendent jusqu'à une hauteur assez voisine du sol et l'on est donc porté à conclure d'après un examen incomplet. Si au contraire on se poste de manière à suivre le phénomène dans son entier, on constate que beaucoup de chenilles vont s'immobiliser dans des régions plus élevées que celles où elles se sont nourries: le géotropisme négatif persiste. Mais dans les hautes régions de l'arbre, les places ombragées sont souvent moins larges, sinon moins nombreuses, que sur le tronc; les branches tortueuses sont très inégalement éclairées, généralement inclinées: l'effet du géotropisme conduit les individus sur le dessus des branches, en pleine lumière, et alors le mouvement se poursuit, les allées et venues se multiplient. Dans le cours de la phase ambulatoire du soir, le géotropisme négatif peut s'exercer plus exclusivement; même dans ce cas, cependant, les chenilles descendent par moments, et pour certaines d'entre elles, la résultante générale peut être descendante. Il n'y a dès lors rien d'étonnant à ce que l'éclairage du matin modifie la répartition qu'imposerait le géotropisme seul, puisqu'il prolonge le mouvement en supprimant les possibilités d'arrêt dans de vastes régions.

Malgré ces restrictions, on pourrait être surpris de trouver parfois extrêmement peuplées d'individus au repos les parties inférieures des troncs des gros arbres. Il ne faut pas oublier que ce peuplement comprend: 1°) Des individus normaux, c'est à dire bien sensibles au géotropisme, qui y sont parvenus après des allées et venues prolongées, faute d'avoir rencontré auparavant d'autres places de repos possibles; 2°) La plupart des individus que l'on pourrait qualifier du terme « d'anormaux » en ce qui concerne la manifestation géotropique (on sait que, chez presque toutes les espèces, existent en effet des individus qui ne présentent pas toutes les réactions habituelles aux autres); 3°) Un nombre souvent élevé d'individus qui sont tombés à terre et ont rejoint ensuite le tronc. Par ailleurs, d'après FERNALD, les chenilles seraient capables de retrouver chaque jour les places utilisées la veille, et reviendraient ainsi régulièrement aux emplacements occupés précédemment: nous ne pouvons nier la réalité de cette observation, bien que nous n'ayons jamais pu déceler semblables manières d'agir.

VIII. -- MODIFICATIONS DU COMPORTEMENT AU MOMENT DES MUES. — Les mues des chenilles de *L. dispar* ont lieu en des emplacements quelconques, à toutes heures du jour et de la nuit: un certain nombre d'heures avant la mue (une douzaine d'heures environ) la chenille cesse de se comporter comme ses congénères, simplement en ceci qu'elle s'alimente de moins en moins et que les réactions sensori-motrices diminuent;

six heures plus tard environ, la nutrition est tout à fait interrompue et l'animal s'immobilise presque complètement. La mue se produit donc au lieu où l'insecte exerçait son activité, ou bien se trouvait déjà au repos, quelques heures auparavant. Aussitôt après la mue, les chenilles reprennent leur activité, et se rendent généralement sur le feuillage si elles n'y sont déjà; celles qui ont mué sur le tronc se séparent donc, le jour, de leurs congénères au repos. Dès le jour suivant le comportement devient tout à fait normal.

IX. — LES MOUVEMENTS INITIAUX DES CHENILLES AU SORTIR DE L'ŒUF. — L'éclosion des chenilles peut se produire aussi bien de jour que de nuit; cependant la chaleur active certainement la sortie de la masse de la ponte, car c'est surtout au moment des fortes températures que l'on peut observer les sorties.

Parvenues à la surface de la ponte, elles y demeurent un temps variable sans exécuter de véritables mouvements ambulatoires, puis elles se rendent sur le feuillage. Le temps qu'elles passent sur la ponte ne dépasse généralement pas 24 h. ainsi qu'en témoigne le tableau suivant sur lequel nous avons noté le nombre des individus comptés sur une même ponte de 24 h. en 24 h.:

1 ^{er} jour, 8 h.....	18 individus.
2 ^e jour, 10 h.....	63 —
3 ^e jour, 10 h.....	27
4 ^e jour, 10 h.....	40 —
5 ^e jour, 10 h.....	28 —
6 ^e jour, 10 h.....	19

Nous avons également noté le départ à 9 h. 15 d'une chenille sortie d'une ponte la veille à 18 h.

Il est plus intéressant de se rendre compte des premières influences auxquelles obéissent les chenilles lorsqu'elles se mettent en mouvement: des expériences et observations fort simples montrent qu'elles sont alors douées d'un géotropisme négatif tout à fait net et d'un phototropisme positif non moins net. L'existence du phototropisme positif est à noter spécialement; cette réaction se manifeste jusqu'au début de la nutrition et disparaît ensuite pour faire place à une indifférence presque complète à l'égard du facteur lumineux.

X. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS. — RÉSUMÉ DU COMPORTEMENT NORMAL. — L'étude de l'activité normale de *Lymantria dispar* à l'état larvaire révèle donc les faits essentiels suivants:

1^o) Les chenilles quittant les pontes atteignent le feuillage sous l'influence du géotropisme négatif et du phototropisme positif;

2°) Les chenilles des stades I, II, III, IV, voire V se tiennent constamment sur le feuillage du chêne-liège ; elles se nourrissent et se reposent, alternativement, suivant un rythme qui dépend du métabolisme général et qui ne paraît guère influencé directement par d'autres causes climatiques que par la température. Le froid diminue l'activité générale et, si l'on s'en rapporte aux observations de MINNOTT, peut la faire cesser complètement, au moins pendant un certain temps : ici nous n'avons pas de données précises. L'activité est au contraire augmentée jusqu'à un maximum vers 30° ; au delà de cette température elle est diminuée à nouveau. Les jeunes chenilles ne sont guère influencées par la luminosité ni par les autres facteurs météorologiques. Elles ne présentent pas, au contact du substrat nourricier, de phases de repos durable et complet comparables à celles des chenilles plus âgées, mais écartées de ce substrat, lorsque suffisamment nourries, elles en montrent pourtant la tendance, progressive avec l'âge. On peut admettre qu'elles subissent toujours l'influence dominante du substrat nourricier au contact duquel elles n'échappent pas ; la nature des sensations auxquelles elles obéissent ainsi demeure obscure ; il peut s'agir d'un chimiotropisme s'exerçant uniquement au contact, sans que l'on puisse nier d'ailleurs *a priori* l'influence des sensations tactiles et peut-être gustatives.

3°) Les chenilles plus âgées ont un comportement normal déjà beaucoup plus compliqué parce qu'elles ont une plus grande mobilité en raison directe de leur taille et qu'elles réagissent dans certaines conditions aux variations de l'éclairement. L'influence exercée par le substrat nourricier ne restant plus toujours dominante, elles se trouvent entraînées périodiquement hors du feuillage de telle sorte que les modalités de leur activité changent du tout au tout.

a) La nuit, les chenilles se tiennent sur le feuillage et mangent, par intermittence, comme le font en tous temps les individus jeunes.

b) Lorsqu'elles se sont suffisamment nourries pendant les heures nocturnes, elles réagissent à l'apparition d'une lumière vive par un mouvement non orienté qui détermine au premier chef l'arrêt de la nutrition. Secondairement, ce mouvement est dirigé par le géotropisme négatif et ne prend fin qu'à des places où la lumière est atténuée. On pourrait admettre que, dans cette phase de l'activité, les insectes sont jusqu'à un certain point lucifuges, mais plus précisément il faut dire que la lumière a surtout un effet d'excitation motrice non orienté, car ils ne vont ni dans la direction opposée à la lumière, ni vers les places ombragées ; ils passent alternativement dans des zones éclairées et dans des zones moins éclairées jusqu'à ce que dans une plage ombragée assez vaste l'excitation motrice cesse, entraînant l'arrêt.

D'autres causes directrices interviennent peut-être au cours du mou-

vement ambulateur : notamment on doit songer à l'attraction visuelle exercée par les objets dressés allongés, tels que troncs et branches ; toutefois nous n'avons pu déceler cette réaction avec certitude que dans des cas dont l'étude sort du comportement habituel et sur lesquels nous reviendrons.

c) Lorsque les chenilles à l'état de réplétion gastrique ont ainsi atteint des places obscures ombragées ou peu éclairées, elles entrent dans un état physiologique de torpeur pendant lequel elles sont très peu sensibles aux excitants externes, notamment à la lumière qui vient de leur imposer un déplacement si important. Le déterminisme de cet état de torpeur mérite d'être analysé de près, car il ne se dégage pas complètement des conditions du repos telles que nous les avons étudiées plus haut. Nous avons noté que la torpeur succède à la phase de nutrition et ne peut se produire que chez les chenilles suffisamment nourries ; cependant cette condition ne suffit pas, car si l'on transporte à l'obscurité à la fin de la nuit, les insectes bien nourris elle ne se produit pas, la phase nutritive continuant généralement, sauf une diminution de l'activité nutritive et l'intervention d'arrêts plus fréquents et plus longs. La véritable torpeur ne fait son apparition que s'il y a eu à la fin de la nuit intervention du facteur lumineux, puis mouvement ambulateur plus ou moins important jusqu'à des places initialement ombragées ; si la lumière du jour apparaît diffuse par temps couvert ou à travers un tamis de feuilles, il s'ensuit un déplacement moindre, l'installation à des places de repos sur le feuillage ou au voisinage immédiat, et la torpeur est alors moins générale, moins durable, sans aucun doute moins profonde. Il n'est pas douteux qu'en ces dernières conditions, le contact du feuillage intervient comme excitant à la nutrition.

Mais le rôle de la lumière paraît encore persister ; ce rôle serait-il simplement inhibiteur de l'activité nutritive ? Lorsque la lumière vive succède progressivement à la lumière diffuse, les chenilles qui ont momentanément traversé un état de demi-torpeur, puis ont recommencé à s'alimenter, ne cessent pas pour cela ; elles mangent à côté de leurs congénères moins âgées, qui sont toujours à peu près insensibles à la lumière. Cet argument plaide contre le rôle de la lumière vive considérée comme agent de la torpeur ; mais un autre argument décisif existe : beaucoup de chenilles se « reposent » en des places tout à fait obscures, par exemple dans les sinuosités d'une galerie de *Cossus cossus* ou de *Cerambyx cerdo*, et n'ont alors aucune tendance à se mouvoir ; leur état de torpeur est en tous points comparable à celui des chenilles qui se sont immobilisées à l'ombre, et qui demeurent immobilisées à l'ombre ou en plein soleil. Si donc l'on voulait persister à croire au rôle déterminant de la lumière, il le faudrait chercher dans les complexes et irrégulières variations de ce facteur depuis le moment de l'apparition du soleil levant jusqu'à

l'installation aux places plus ou moins obscures ou ombragées initialement que sont les places de repos : *a priori*, l'explication serait impossible et la tentative absurde. La nature réelle du phénomène apparaît au contraire clairement si l'on songe que l'apparition de la lumière vive détermine un mouvement ambulateur prolongé souvent considérable, qui précède toujours la torpeur ; si le déplacement est court, la torpeur s'établit moins complète, moins durable, et cède plus facilement aux excitants. Ainsi on peut comprendre que le repos n'est pas la règle sur le feuillage. Une expérience simple tranche la question : si l'on interrompt la torpeur des chenilles par de vives excitations de contact et qu'on les place à quelque distance d'un arbre, elles rejoignent l'arbre, escaladent le tronc, et s'immobilisent après un certain temps de marche, à des places quelconques, à l'ombre ou à la lumière. Dès lors un seul fait demeure embarrassant : pourquoi le repos commence-t-il exclusivement à l'ombre alors que, après interruption, il peut recommencer aussi bien en pleine lumière ? Avant tout repos, les chenilles sont-elles dans un état physiologique bien différent de ce qu'il est après un premier temps de torpeur ? Ou bien un facteur calorifique jusque là négligé interviendrait-il ? Nous n'avons pu encore rechercher l'explication valable.

En résumé, l'état physiologique de torpeur est conditionné :

1°) Par l'état de réplétion gastrique ; 2°) Par la fatigue consécutive à un mouvement ambulateur prolongé.

La torpeur a une durée sensiblement égale à celle du jour chez les chenilles âgées bien nourries ; elle peut être toujours interrompue pour un temps plus ou moins long, ou définitivement, par l'action d'excitants forts, mais plus facilement à certains moments pendant lesquels elle paraît moins profonde. Notamment, le contact du feuillage nourricier peut la faire cesser à toutes heures du jour, alors que les variations lumineuses ou calorifiques sont sans effet au moins dans certaines limites, et alors que des dérangements importants imposés par contact ne déterminent qu'une interruption momentanée. Vers la fin du jour, la torpeur est moins profonde et peut céder plus facilement à l'intervention des excitants. Lorsque les insectes quittent les places de repos et vont au feuillage au moment d'une forte diminution de la luminosité on pourrait se demander si cette diminution de lumière agit comme un excitant propre à faire cesser la torpeur, mais mieux vaut admettre, nous semble-t-il, que la torpeur cesse spontanément avant la grande variation de luminosité pour faire place à un état de veille pendant lequel la lumière exerce simplement une action inhibitrice de mouvements ; la tombée de la nuit faisant cesser cette action inhibitrice permettrait le déplacement dont la cause principale serait l'état de vacuité gastrique.

Chez les insectes insuffisamment nourris, la torpeur ne se produit

pas ; sans doute n'y a-t-il pas là une opposition absolue et peut-on observer des cas intermédiaires de torpeur peu profonde, mais alors elle est aussi moins durable et cède aux excitants ; elle tend à se confondre avec de simples interruptions d'activité qui se produisent en tous temps. De même en est-il lorsque le déplacement préalable est inexistant ou court.

d) Lorsque cesse l'état de torpeur, les chenilles de *L. dispar* se mettent en mouvement à la tombée de la nuit. Elles gagnent alors le feuillage. Au cours de ce mouvement, le géotropisme négatif agit avec plus de netteté que lors de la migration matinale, parce qu'il n'est pas entravé par l'action de la lumière. Puis recommence la phase nutritive de laquelle nous sommes partis.

*
* *

Si nous considérons globalement le comportement normal des chenilles de *Lymantria dispar*, nous pouvons constater qu'il est fonction du jeu de facteurs internes et externes dont l'importance a été reconnue chez de forts nombreux Arthropodes : nous avons noté le rôle essentiel des états physiologiques de plénitude et vacuité gastrique, de fatigue musculaire, celui d'un état de torpeur présentant des analogies avec le sommeil, puis la tendance générale au géotropisme, enfin la sensibilité aux agents lumineux et caloriques. Au premier chef, ressort la considérable variation des réactions au milieu, selon l'état de développement de l'individu et selon les états physiologiques. Par exemple :

A) *Lumière vive*. — La lumière vive donne lieu chez les jeunes chenilles sortant de l'œuf à un phototropisme positif très net ; dans la suite du développement, ce phototropisme disparaît presque complètement dès après la première nutrition, et tend à devenir négatif chez les individus âgés. D'autre part, la lumière vive, ou son apparition brusque, détermine nettement le mouvement des chenilles âgées à l'état de réplétion gastrique, tandis qu'elle semble avoir un caractère inhibiteur à l'état de vacuité gastrique à la fin de la torpeur.

B) *Chaleur*. — L'influence de la température sur l'activité des chenilles de *L. dispar* s'exerce *grosso modo* comme chez quantité d'autres espèces : il y a un minimum (plus bas que 10°) au-dessous duquel l'activité est nulle ; au-dessus l'importance des échanges nutritifs, et autres sans doute, augmente comme la température jusqu'à un optimum vers 30-35°, puis décroît et tombe à zéro vers 45°. Sans doute les valeurs absolues des minimum, optimum, maximum sont-elles fonction d'ailleurs des autres éléments climatiques. Mais on peut y ajouter une remarque intéressante : dans les conditions d'activité de l'optimum on trouve aussi à peu près, semble-t-il, celle de la plus grande régularité des alter-

nances de nutrition et d'immobilité ; au-dessous de l'optimum les phases d'immobilité et de nutrition pendant la phase nutritive se succèdent à brefs intervalles, tandis qu'au-dessus de l'optimum, l'immobilité tend beaucoup plus vite vers l'état de torpeur durable. Enfin la chaleur très forte émanant d'une source localisée donne lieu à un thermotropisme négatif. Comme la lumière vive, la chaleur n'agit pas toujours de la même manière ; elle agit en fonction des autres facteurs et notamment de l'état physiologique général, puisqu'une température donnée qui par exemple favorise à certains moments une nutrition active, correspond à d'autres moments à une torpeur accentuée.

Les variations de réactions aux facteurs climatiques selon l'état physiologique des individus ont déjà été remarquées sur d'autres espèces par divers auteurs : d'après E. RABAUD (1), les chenilles de *Thaumetopoca pityocampa* ont une tendance générale à se soustraire à la lumière vive et se nourrissent la nuit ; cependant la disette de nourriture, modifiant leur état physiologique, peut annuler cette tendance et les insectes sont alors capables de se nourrir en pleine lumière. De même le froid tend à paralyser leur activité, mais après une disette quelque peu prolongée, l'activité reprend malgré la persistance du froid (2). E. RABAUD a noté aussi que les chenilles de *Myelois cribrella* parvenues à l'état de maturité larvaire sont repoussées par la plante nourricière. PATTEN a observé les variations de la sensibilité à la lumière des larves de *Calliphora erythrocephala* au cours du développement (3).

Par ailleurs, un des mécanismes les plus intéressants du comportement normal de *L. dispar* est certainement celui qui détermine la torpeur diurne : cet état présente d'indiscutables points communs avec le sommeil des vertébrés supérieurs et de l'homme. Si l'on s'en tient à la définition des caractères du sommeil d'après H. PIÉRON (4), on retrouve dans la torpeur de *L. dispar* les suivants : inactivité spontanée, absence ou diminution considérable de la réactivité induite, c'est à dire extrême diminution des réactions sensitivo-motrices aux excitants externes ; par contre la torpeur complète de nos chenilles n'apparaît pas comme un phénomène absolument nécessaire puisqu'il reste lié, bien qu'indirectement, à des facteurs externes dont l'entrée en jeu n'est pas obligatoire. De fait, dans certaines conditions *L. dispar* ne présente jamais de véritable torpeur, sinon à l'approche des mues. Mais en tout état de cause il n'y a là que des différences de degré, peu accentuées. Lorsque la torpeur

(1) E. RABAUD. — Nouvelles observations sur le comportement des chenilles de *Thaumetopoca pityocampa*. *Ann. Soc. Entom. Fr.*, vol. LXXXIV, 1915, pp. 165-172.

(2) E. RABAUD. — *Eléments de Biologie générale*, p. 304, 1920.

(3) B.-M. PATTEN. — The changes of the blowfly larva's photosensitivity with age *Journ. of Exp. Zoo.*, 1916.

(4) H. PIÉRON. — Le problème physiologique du sommeil, 1913.

complète prolongée ne se produit pas, elle est remplacée par une série d'états de demi-torpeur pendant lesquelles les réactions sensitivo-motrices sont déjà fort diminuées ; encore faut-il dire qu'avant les mues, la torpeur a un caractère très accentué et qu'elle est alors nécessaire. Nous admettons donc que le sommeil existe chez *L. dispar*. Il n'en reste pas moins intéressant de constater que le véritable sommeil diurne est lié chez cette espèce, non seulement à l'état de nutrition, mais au déplacement qui suit la phase nutritive.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE II

MODIFICATIONS ACCIDENTELLES DU COMPORTEMENT DES CHENILLES

- I. — LA SÉCRÉTION DES FILS DE SOIE.
 - II. — LE DÉPEUPLEMENT DES ARBRES. — LES CAUSES D'ÉLOIGNEMENT DU SUBSTRAT NOURRICIER.
 - III. — RYTHME NYCTHÉMÉRAL.
 - IV. — COMPORTEMENT DES CHENILLES HIVERNALES.
-

Dans le chapitre précédent nous avons étudié le comportement normal des chenilles de *L. dispar*; dans les conditions naturelles les plus générales n'interviennent pas d'autres phénomènes que ceux dont nous avons tenté l'analyse, mais l'entrée en jeu non nécessaire de divers facteurs accidentels entraîne des réactions fort différentes, dont certaines ont pour effet observable des phases d'activité assez communes. On voit souvent les jeunes chenilles suspendues à des fils de soie; en tout temps on peut trouver de nombreuses chenilles déambulant à terre. L'examen des conditions qui provoquent ces phases accidentelles fait l'objet du présent chapitre; nous dirons aussi quelques mots d'un phénomène beaucoup plus rare, l'apparition chez certains individus d'un rythme d'activité nycthéméral, et nous envisagerons enfin les particularités de comportement des chenilles hivernales.

I. — LA SÉCRÉTION DES FILS DE SOIE. — Lorsqu'on observe les arbres densément peuplés de chenilles jeunes, on ne peut manquer d'être frappé par la vue de nombreux insectes suspendus en l'air, isolément ou par grappes, à des fils de soie qu'ils ont secrétés; on peut remarquer aussi que souvent des individus secrètent de la soie au cours de la locomotion, auquel cas les fils restent accrochés au substrat en de multiples points. Enfin les chenilles adultes tissent un cocon lâche avant de passer au stade de chrysalide.

On pourrait croire, d'après ces indications, que la sécrétion de la soie est un phénomène physiologique nécessaire, affectant tous les individus. Mais il n'y a là que simple apparence : la sécrétion de la soie n'est ni générale ni nécessaire ; elle est si bien fonction des facteurs externes du milieu que F. PICARD (1) a pu supprimer le filage du cocon chez *Lymantria dispar*, simplement en plaçant les chenilles dans une atmosphère humide. Il en est tout à fait de même des fils sécrétés par les chenilles jeunes : ce phénomène est accidentel et n'affecte que partie des individus. En faisant des élevages de chenilles isolées sur un feuillage tendre et abondant, dans des conditions de température et d'éclairement peu variables (en chambre close), on n'observe que peu de mouvements, les chutes sont rares et la sécrétion de la soie est réduite au minimum : beaucoup de cages d'élevage ne contiennent alors pas d'autres fils de soie que ceux formant les cocons des chrysalides.

La sécrétion de la soie apparaît donc comme un phénomène au moins partiellement lié au mouvement. Notre étude ne nous a pas permis toutefois d'en reconnaître les causes d'un manière très précise. Sans aucun doute la sécrétion se produit lorsque l'insecte abandonne brusquement le substrat et se laisse choir ; le fil de soie est alors collé par le bout au support et enraye la chute. On pourrait penser que dans ce cas le frottement de l'air détermine la sécrétion, mais le début du phénomène précède sans doute la chute, sans quoi on ne conçoit guère comment le fil pourrait être collé au support ; d'ailleurs si on lance en l'air de jeunes chenilles, deux cas seulement se produisent : ou bien un fil est émis dans les conditions naturelles, adhérant à la main de l'opérateur, ou bien il n'y a pas de fil du tout. D'ailleurs la sécrétion d'un fil peut avoir lieu sans qu'il y ait chute : le fil jalonne alors l'itinéraire suivi par la chenille en marche.

Il est probable, en somme, que l'occasion de la sécrétion de la soie ne peut être expliquée totalement par une simple étude de comportement et relève avant tout de causes physiologiques internes non immédiates.

II. — LE DÉPEUPLEMENT DES ARBRES. — LES CAUSES D'ÉLOIGNEMENT DU SUBSTRAT NOURRICIER. — Bien souvent, on peut trouver de nombreuses chenilles de *L. dispar* déambulant à terre, plus ou moins loin des arbres sur lesquels elles trouveraient le feuillage nourricier ; le phénomène est particulièrement frappant dans les régions où les insectes sont très nombreux et où il y a disette de nourriture. Aussi l'opinion vulgaire est-elle que les chenilles peuvent passer d'un arbre à un autre arbre, qu'elles sont capables de rechercher la nourriture et de la trouver ; elles quitteraient les arbres défeuillés pour gagner d'autres arbres pourvus

(1) F. PICARD. — Le rôle de la déshydratation dans la métamorphose d'*Ocneria dispar*. — *Feuille des jeunes naturalistes*, XXXV^e année, pp. 186-187.

de feuillage. Une autre opinion plus autorisée est celle de FERNALD (1) : « Dans certaines localités, peut-être quand les chenilles sont persécutées par beaucoup d'ennemis, on les trouve par terre en grande quantité, même quand la nourriture est abondante. »

La première opinion n'est basée sur aucun fait. On ne peut dire que les chenilles vont des arbres privés de feuillage vers ceux qui sont chargés de nourriture. Si l'on observe les mouvements des insectes au voisinage de la limite d'une région dévastée, on constate que la locomotion se produit en tous sens sans aucune prédominance vers la zone feuillue : les chenilles quittant des arbres dépouillés ont autant de chances de passer à des arbres semblables qu'à des arbres feuillus, si le nombre et la répartition de ces arbres n'influent pas en faveur d'un résultat ou d'un autre. Bien plus, on peut voir beaucoup d'insectes quitter un arbre tout à fait desséché et y revenir plusieurs fois de suite, même lorsqu'un déplacement favorable de quelques mètres aurait suffi à les conduire sur un feuillage abondant.

L'hypothèse de FERNALD ne correspond pas plus à la réalité : *a priori* elle est inacceptable. Elle ressemble à celle émise par ROSSIKOV (2) à propos du Criquet migrateur, qui serait chassé des régions de reproduction permanente par l'activité des parasites (UVAROV s'est opposé avec raison à cette théorie qui est basée sur un contre-sens ; il a montré que l'activité des parasites a pour effet d'empêcher l'émigration des individus atteints fortement et a nié, selon l'évidence, l'action des parasites sur les individus non parasités). Pour *Lymantria dispar* s'impose la même évidence *a priori*, et l'observation la confirme pleinement : en Mamora les parasites les plus communs des chenilles sont les deux Braconides *Apanteles solitarius* et *Meteorus pulchricornis* ; on peut voir parfois ces insectes assez nombreux volant autour d'un chêne-liège, se posant près des chenilles, circulant presque à leur contact, sans déterminer aucune réaction à distance. Les chenilles ne réagissent qu'au moment où l'hyménoptère enfonce sa tarière à travers la partie dorsale antérieure du tégument : elles font alors quelques mouvements brusques de contraction, de torsion, de détente, mais demeurent accrochées au substrat. Malgré ces mouvements, le parasite parvient le plus souvent à déposer son œuf, mais d'ailleurs, qu'il y réussisse ou non, le comportement de la chenille n'est altéré que pendant quelques secondes et il ne s'ensuit aucune migration. Ni les individus parasités, ni ceux qui sont indemnes, ne tendent à émigrer sous l'action des hyménoptères parasites. Et nous pouvons affirmer le même fait à propos d'un diptère parasite, *Sturmia inconspicua*, dont la présence dans les cages d'élevage de *L. dispar* n'impose aucun

(1) FERNALD, *op. cit.*

(2) ROSSIKOV. — Le Criquet migrateur ou asiatique. 1899.

comportement particulier. Il faut noter, d'ailleurs, que les *Apanteles* et *Meteorus* sont attirés par les chenilles indépendamment du substrat, et qu'aucune migration de l'hôte ne saurait donc le soustraire à la menace de ces Braconides.

Il faut donc chercher ailleurs les causes qui entraînent les chenilles à quitter les arbres et à se mouvoir à terre. Ces causes sont pour la plupart assez faciles à reconnaître par observation simple : elles se révèlent en partie par l'examen du comportement dans le cas de disette de nourriture. Dans les régions où les chênes-lièges sont dégarnis de feuilles, les chenilles de *dispar* se meuvent avec une grande activité, en plein jour ; le contraste avec les zones pourvues de feuilles est tout à fait frappant. Il est évident qu'il faut attribuer dans ce cas la cause du mouvement à l'état physiologique résultant de la disette de nourriture. La famine entraîne un mouvement, qu'il faut classer dans la catégorie des mouvements non orientés, c'est à dire des *kinèses*, selon la définition proposée par E. RABAUD (1). Toutefois la kinèse se transforme en général en un mouvement orienté, parce que les chenilles affamées obéissent secondairement à des causes directrices surajoutées : ainsi la tendance à l'ascension se fait sentir si le substratum n'est pas horizontal, les mouvements de descente étant toujours plus rares et de plus courte durée.

Quel est le résultat de l'activation des chenilles par la faim ? Dans la forêt de la Mamora, composée d'arbres démasclés pour l'exploitation du liège, ce résultat est très net : réduction du nombre des chenilles sur les arbres, et augmentation du nombre des individus circulant à terre. Le fait ayant une allure paradoxale à première vue, il nous a paru intéressant de rechercher de plus près la succession des phénomènes entraînant le dépeuplement progressif des arbres ; nous avons constaté que deux tendances contraires s'exercent simultanément : peuplement et dépeuplement. L'arbre se peuple de chenilles par le bas et se dépeuple par le haut, et si le résultat général est une diminution de nombre sur les arbres, c'est que le peuplement exige des conditions particulières et rencontre des obstacles alors que le dépeuplement est plus facile.

Pour bien nous rendre compte de tous les facteurs qui entrent en jeu, suivons les chenilles à partir de la terre. Au premier abord il semble que les insectes marchent en tous sens sur le sol : c'est en fait ce qui se produit à une certaine distance des arbres (au minimum $\frac{1}{4}$ à 8 mètres en moyenne). Toutefois, après avoir effectué un déplacement non orienté pendant un temps variable et sur des distances non moins variables, il arrive que la chenille atteint au hasard le périmètre d'attraction d'un arbre. (L'analyse de l'attraction par les arbres est faite au chapitre suivant). Alors la kinèse est remplacée par un mouvement orienté : la chenille gagne le pied de

(1) E. RABAUD. — Tropismes et comportement. *Revue philosophique*, 1926.

l'arbre et en commence aussitôt l'escalade. S'agit-il d'un arbre non démasclé? Alors il n'y a aucun obstacle : le courant ascendant de chenilles se poursuit jusqu'aux branches et aux rameaux. Si au contraire l'arbre est démasclé, ce qui est le cas général, les choses se passent autrement : au moment où s'exerce la famine, bon nombre de *L. dispar* ont atteint le stade chrysalide, de sorte que le couronnement de l'arbre est garni d'une ceinture à peu près continue de cocons de soie lâche qui empêchent la progression des chenilles vers le haut (1). Celles-ci s'accumulent sous le couronnement, mais famine et géotropisme négatif entraînent malgré tout par dessus l'obstacle, et il en résulte des chutes à terre. D'ailleurs avant d'atteindre le couronnement, les chenilles se heurtent déjà à leurs congénères, montent les unes sur les autres et tombent de même. Néanmoins l'obstacle n'est pas absolu sur tous les arbres : parfois la ceinture de cocons n'est pas tout à fait continue, ou bien le couronnement se trouve échancré par une crevasse de liège, ou bien encore le tronc de l'arbre est assez incliné pour que le passage soit possible du côté supérieur ; enfin, très rarement, il arrive que des chenilles parviennent à franchir la ligne des cocons, même lorsqu'elle surplombe à angle droit. Sans plus insister sur les détails du fonctionnement du barrage constitué par le couronnement et les cocons, retenons-en le rôle essentiel, comparable à celui du cordon de glu que placent les arboriculteurs pour empêcher la montée des chenilles de *Cheimatobia brumata* : il en résulte une réduction considérable, souvent totale, du courant de montée. Au-dessus du couronnement, l'arbre présente une zone à peu près libre dans laquelle on ne voit guère circuler que de temps à autre de rares chenilles ayant franchi l'obstacle, ou tombées de plus haut dans cette partie, ou par exception des individus en mouvement descendant. Sur les branches terminales et les rameaux se tiennent les insectes en mouvement : là comme sous le couronnement, des concentrations locales massives entraînent des chevauchements et des chutes, parfois enrayées ou limitées par la sécrétion d'un fil de soie ; des chenilles tombent d'une branche à une autre, d'autres sont balancées en l'air par le vent, au bout du fil, jusqu'à la rencontre d'un nouveau support ; la plupart font une chute directe jusqu'à terre. Ce phénomène de dépeuplement des arbres par le haut peut se produire à une vitesse considérable : nous avons noté, le 20 mai 1926, qu'un homme debout sous un certain arbre recevait en moyenne une chenille sur son chapeau toutes les 5 minutes ; pour l'ensemble de l'arbre ce chiffre correspondait au moins à 1200 chutes par heure.

Le simple examen que nous venons de faire montre que, dans le cas de disette de nourriture, les chenilles se trouvent entraînées à terre en majeure partie, par suite d'un phénomène purement mécanique que l'on

(1) J. de LEPINEY, *op. cit.*

peut définir ainsi : impossibilité d'adhérence au substrat ; l'obstacle matériel à l'adhérence est normalement la soie des cocons enveloppant les chrysalides ou le corps velu d'autres chenilles, mais le vent peut exercer par surcroît son action ; un coup d'air brusque détache les chenilles qui sont dans des conditions d'adhérence précaires, par exemple celles qui, passant d'un support à un autre, ne se tiennent à l'instant critique qu'à l'aide des pattes thoraciques et de la paire antérieure de fausses pattes ; souvent même le coup de vent brusque suffit seul à provoquer des chutes, surtout chez les individus jeunes qui, légers et pourvus de longs poils, offrent à l'air une grande résistance.

Mais toutes les chutes ne peuvent être expliquées par l'impossibilité d'adhérence. On peut voir fréquemment par temps calme des chenilles se jeter dans le vide à partir d'un support parfaitement apte à les soutenir ; cela se produit lorsqu'un individu en marche rapide heurte brutalement un obstacle avec les soies des verrues antérieures du thorax, à condition que le contact soit simultané sur les soies de droite et sur celles de gauche : en pratique le contact est, dans la plupart des cas, celui d'un individu avec deux autres individus situés sur le chemin du premier, l'un un peu à droite, l'autre un peu à gauche ; on voit alors l'insecte arrivé à contact se contracter brusquement et lâcher prise. Le même résultat peut être provoqué en expérience par les doigts de l'expérimentateur refermés avec vivacité sur les soies antérieures ; il n'est alors pas nécessaire que l'insecte soit en marche. A n'en pas douter il s'agit là d'un réflexe localisé : l'attouchement des autres parties du corps n'entraîne la contraction de l'animal que s'il est beaucoup plus violent, la bilatéralité demeurant toujours nécessaire. (Les réactions de contact par attouchement sont par ailleurs tout à fait banales : en avant on provoque le recul de l'insecte, en arrière la marche en avant, sur les côtés le détournement de la partie touchée. Ces réactions sont celles qui dirigent la locomotion normale au milieu des irrégularités du substrat). Enfin il faut dire que des chutes de chenilles de *L. dispar* se produisent aussi dans des conditions telles que nous n'avons pu en trouver d'explication satisfaisante : chutes en apparence spontanées qui ne sont dues ni à l'impossibilité d'adhérence ni à un choc brusque. La chenille en marche normale semble se contracter et lâcher prise sans raison apparente : phénomène très rapide, presque instantané, qu'il est difficile d'observer et par conséquent d'analyser.

Quelles que soient les causes des chutes, les résultats en sont à peu près toujours identiques, entraînant l'arrivée sur le sol ; la sécrétion d'un fil de soie enrayer fort souvent la chute et retarde l'arrivée au sol, mais il est rare qu'une chenille suspendue à un fil le remonte entièrement et ne se laisse choir en fin de compte. Dans certains cas, les jeunes chenilles suspendues à un très long fil sont entraînées à des distances considérables sous l'action du vent qui provoque d'abord la rupture du fil. Telle est même la principale cause de dispersion de l'espèce, les papillons femelles

étant incapables de vol (1). Chez les chenilles des derniers stades, il n'y a, au contraire, pas de sécrétion de soie au moment des chutes et celles-ci sont alors directes.

Jusqu'ici nous n'avons envisagé l'éloignement du substrat nourricier que par chute sur le sol ; tel est bien le cas général, mais il faut ajouter que les chenilles descendent quelquefois des troncs jusqu'au sol.

Résumé des causes du dépeuplement des arbres. — Causes directes. —

Les causes les plus fréquentes sont d'ordre mécanique : défaut d'adhérence du substrat (obstacles créés par les cocons des chrysalides ou la présence d'autres chenilles couvrant le support) et vent. Moins souvent la cause déterminante est physiologique : réflexe résultant d'un contact brusque simultané des soies des verrues thoraciques antérieures sur les deux côtés du corps. D'autres causes sont encore inconnues.

Causes indirectes. — Les causes indirectes des chutes à déterminisme mécanique ou physiologique sont : 1^o) le mouvement, qui favorise les hasards donnant accès aux causes directes ; le mouvement le plus important résulte de la disette de nourriture, mais le mouvement est également généralisé lors des migrations du matin et du soir, dont nous avons analysé les causes dans le précédent chapitre ; 2^o) la densité des individus qui, allant de pair avec la disette de nourriture, entraîne les rencontres et les heurts dès qu'apparaît en sus une cause de mouvement.

Nous venons de voir ci-dessus que, dans les cas très fréquents en *Mamora* où l'on peut observer la disette de nourriture, il se produit un dépeuplement progressif des arbres, partiellement compensé par un phénomène inverse, celui du peuplement des arbres par le bas. Les chenilles ne se meuvent au hasard autour des arbres qu'un certain temps ; à un moment donné elles deviennent capables de rejoindre les troncs. Ce phénomène accidentel du comportement de *L. dispar* mérite une étude particulière qui est celle de la vision ocellaire : étant donnée l'importance de cette étude, nous en faisons l'objet du chapitre suivant.

III. — RYTHME NYCTHÉMERAL. — Il s'agit là encore d'un phénomène accidentel du comportement, n'affectant que certains individus. A propos du rôle de l'état physiologique dans le déterminisme de la cessation du repos, nous avons mentionné que, si en général les chenilles affamées réagissent seules à la diminution de luminosité, des exceptions se produisent : quelques individus, dont nous avons provoqué la nutrition diurne, se sont en effet comportés comme des chenilles affamées, quittant les places de repos à la tombée de la nuit. On pourrait penser

(1) Ch.-W. MINNOTT. — The gipsy moth on cranberry bogs. *U. S. Dep. of Agr. Bull.* n° 1093.

que ces individus témoignaient seulement de qualités exceptionnelles à la règle reconnue, et réagissaient alors à la diminution de luminosité ; mais les mêmes individus, mis en expérience, ont montré le lendemain la même tendance au mouvement, dès avant la tombée de la nuit. Par ailleurs nous avons noté des départs de places de repos dans la nature peu avant la diminution forte de la luminosité le soir, et aussi des départs de rameaux nutritifs le matin avant le lever du jour. Ces cas ne peuvent être expliqués que comme la manifestation d'un rythme nycthéral résultant de l'emprise d'acquisitions passées. Il n'y a pas lieu d'y insister, puisque des faits comparables ont été notés par d'autres auteurs, notamment par G. BOHN chez *Convolvula roscoffensis* dont le comportement acquis au rythme des marées persiste avec la même périodicité en dehors de l'action directe du flux et du reflux.

IV. — COMPORTEMENT DES CHENILLES HIVERNALES. — Nous n'avons que peu de choses à dire de ce comportement, accidentel, puisque la plupart des chenilles de *dispar* sont printanières ; nos observations n'ont pu d'ailleurs être très nombreuses. Les chenilles hivernales ne présentent pas d'alternances nettes des phases nutritives, ambulatoires et de repos au cours d'une même journée ; la torpeur durable n'existe pas, la nutrition se poursuit jour et nuit. On peut admettre à cet état de choses les causes hypothétiques suivantes : 1^o) Le feuillage d'hiver se compose surtout de feuilles coriaces et de très peu de jeunes pousses ; il y a donc une certaine pénurie de nourriture, de sorte que la complète réplétion gastrique est en général impossible ; 2^o) Les températures hivernales sont relativement basses, de sorte que l'activité nutritive en est amoindrie : autre cause s'opposant à un état de réplétion gastrique comparable aux états normaux du printemps.

De toute évidence, les conditions hivernales de la forêt de la Mamora constituent une transition entre celles de l'activité nocturne normale des journées chaudes de printemps dans les mêmes lieux et celles de l'activité uniquement diurne constatée par MINNOTT, aux Etats-Unis, sur de jeunes chenilles.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE III

COMPORTEMENT VISUEL. — LA VISION OCELLAIRE DES CHENILLES

INTRODUCTION.

POSITION DU PROBLÈME. — ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION.

1^o *Vision chez les insectes pourvus d'yeux composés.*

2^o *Vision chez les chenilles.*

RECHERCHES PERSONNELLES

I. — LES ORGANES VISUELS DES CHENILLES DE *LYMANTRIA DISPAR*.

II. — PERCEPTION DE LA LUMIÈRE. — PHOTOTROPISME.

III. — PERCEPTION DES COULEURS.

IV. — PERCEPTION DES FORMES.

A. — *Existence, chez les chenilles de L. dispar, d'un mouvement orienté vers les arbres nutritifs.*

B. — *Le mouvement orienté vers les arbres a pour origine des sensations visuelles.*

C. — *La réaction visuelle des chenilles procède de la vision des formes.*

V. — ACUITÉ VISUELLE.

VI. — PERCEPTION DES MOUVEMENTS.

VII. — RÔLES DES DIVERS OCELLES.

VIII. — RÔLE DE LA VISION DANS LE COMPORTEMENT.

CONCLUSIONS.

INTRODUCTION. — Notre étude de la vision ocellaire des chenilles de *L. dispar* a eu pour origine la constatation, *a priori* assez intrigante, du peuplement des arbres par le bas : ayant au préalable remarqué dans certains cas particuliers l'importance considérable du dépeuplement par le haut, sous forme de pluies de chenilles (environ 1200 chutes à l'heure pour des arbres de dimensions moyennes), nous avons été étonnés de ne pas trouver à terre par la suite la presque totalité des insectes, mais au contraire de voir encore sur les arbres de grandes quantités d'individus. Sans qu'il ait été nécessaire d'effectuer aucune numération précise, apparaissait avec évidence une forte disproportion entre le peuplement réel et le peuplement attendu *a priori*. Cette disproportion flagrante ne pouvait être expliquée que par l'existence d'un courant de montée compensant jusqu'à un certain point le dépeuplement par chute ; nous avons alors décelé sans peine la réalité du peuplement par le bas.

Les observations et expériences faites à la suite de cette constatation ont conduit à des résultats nouveaux sur le rôle de la vision ocellaire chez les chenilles, que nous avons succinctement exposés dans une note préliminaire (1). Nous pouvons maintenant reprendre cette étude avec un peu plus de précision et formuler des conclusions plus complètes.

POSITION DU PROBLÈME. — ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION. — L'étude spéciale de la vision chez *L. dispar* serait d'un intérêt assez faible, si l'on n'essayait de la placer dans le cadre plus vaste des connaissances déjà acquises sur la vision ocellaire des Insectes, et même sur la vision des Insectes pourvus d'yeux composés en général.

Il nous paraît donc utile de rappeler brièvement ici les principaux résultats obtenus sur la vision des Insectes et de nous étendre un peu plus sur les travaux relatifs aux chenilles.

1° *Vision chez les insectes pourvus d'yeux composés.* — Il est établi depuis longtemps que les insectes perçoivent la lumière, car la plupart d'entre eux réagissent à l'excitation lumineuse ; les deux qualités essentielles de la lumière, amplitude (intensité) et longueur d'onde (couleur), peuvent avoir leur part, séparément ou par combinaisons, dans ces réactions. Nul doute n'a jamais été émis sur l'importance de l'élément intensité ; la perception des couleurs a, au contraire, été longtemps discutée, mais l'ère de ces discussions est close, et il est admis sans conteste aujourd'hui que certains insectes tout au moins présentent des réactions en rapport avec les longueurs d'onde des radiations.

(1) J. de LÉPINEY. — Note préliminaire sur le rôle de la vision ocellaire dans le comportement des chenilles de *Lymantria dispar*. (*Bull. Soc. Zoo. Fr.* 1928, pp. 479-490).

Le problème de la perception visuelle des formes et des mouvements n'a pu être résolu aussi vite ; il n'est même pas encore complètement élucidé maintenant : si en effet EXNER (1) a pu démontrer par ses études d'anatomie et d'optique la possibilité de la formation d'images conduites jusqu'aux cellules rétinienne des yeux à facettes, il n'a pas abordé la question de la perception de ces images, uniquement décelable par une étude de comportement. D'autres auteurs l'ont fait, tels FOREL, LUBBOCK, PLATEAU, mais n'ont pas apporté de preuves tout à fait certaines, faute d'avoir suffisamment éliminé de leurs expériences les facteurs connexes ; PLATEAU estimait d'ailleurs que les Insectes perçoivent mal les formes. Les conditions d'une excellente perception des mouvements sont, d'après EXNER, particulièrement bien réunies dans les yeux composés des insectes, le plus faible déplacement d'un objet ayant pour effet de changer simultanément l'état d'excitation des éléments sensibles dans un grand nombre d'ommatidies ; là encore a manqué longtemps le contrôle d'expériences sûres, car les réactions des Insectes aux mouvements des corps environnants sont souvent de nature sismesthésique et non visuelle (2) ; cependant entre autres un travail tout récent de FISCHER (3) précise bien l'origine visuelle des réactions au mouvement de Muscides et de Syrphides pendant le vol.

Donc si nous devons admettre chez les Insectes la perception de la lumière, celle des couleurs, et celle des mouvements, nous devons estimer seulement probable celle des formes pour certaines espèces, faute d'avoir pu jusqu'ici déceler des réactions y pouvant être sûrement rattachées.

2° *Vision chez les chenilles.* — La vision chez les chenilles, et plus généralement chez les Arthropodes uniquement pourvus d'ocelles, a été assez rarement étudiée : d'après l'anatomie, P. MARCHAL (4) dit : « chaque ocelle donne une image unique et renversée. Le foyer est généralement très court et le nombre des éléments sensibles réduit : aussi admet-on généralement qu'ils ne donnent qu'une vision à courte distance et peu distincte, ou bien même qu'ils ne donnent que des sensations d'intensité lumineuse. »

Bien peu d'expériences ont été faites sur le comportement.

(1) S. EXNER. — Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Vienne, 1891.

(2) P. VAYSSIÈRE. — La lutte contre le criquet marocain en Crau en 1920. *Ann. Epiph.*, VII, pp. 117-167.

J. DE LEPINEY. — Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* au cours des vols. *Rev. Path. Vég. et Ent. agr.*, XV (1928), pp. 82-96.

(3) E. et P. FISCHER. — Evolution des mouches pendant le vol. *Bull. Bio. Fr. Belg.*, LXI (1927), pp. 397-427.

(4) P. MARCHAL. — Physiologie des Insectes, in Dict. de Physiologie de Ch. Richet.

LYONNET, supposant que les antennes servent à la reconnaissance des objets rapprochés, admettait l'existence d'une vision distincte à assez grande distance.

A l'opposé, CORNALIA, GIRARD et LANDOIS estimaient que les chenilles voient seulement les objets rapprochés.

GRABER est peut-être le premier à avoir noté la sensibilité à la lumière, ayant remarqué que les chenilles d'*Aporia crataegi*, *Vanessa urticae*, *Vanessa io*, *Papilio xanthomelas*, se dirigent vers les régions éclairées. De ce point de vue, bien d'autres observations ont été faites depuis lors, mais la possibilité de l'existence de sensations dermatoptiques, reconnue jusque chez des Arthropodes aveugles, a compliqué le problème à l'égard des ocelles, obligeant à une discrimination nouvelle.

A notre connaissance, seules les recherches de F. PLATEAU (1) ont été conduites avec une certaine rigueur scientifique et méritent donc, tant par la méthode employée que par les résultats atteints, d'être analysées de près.

PLATEAU s'est d'abord attaché à nier l'intervention du sens visuel dans les cas de comportement où l'on pourrait être tenté *a priori* de la supposer. Il a montré ainsi que la locomotion utilise surtout pour guide « le sens tactile très développé, en partie localisé dans les antennes et « au service duquel beaucoup de ces larves ont encore des poils avertisseurs » ; lorsqu'une chenille approche d'un obstacle, elle est avertie par ces poils au contact, ce qui peut donner l'impression d'une vision meilleure qu'elle n'est en réalité. Aussi les réactions des chenilles nues devant les obstacles sont-elles moins précoces que chez les chenilles velues : les chenilles nues n'ont la notion de l'existence d'un obstacle peu élevé en travers de leur route que lorsqu'elles sont tout près de celui-ci ; tantôt elles le touchent, tantôt elles ne manifestent une certaine attention qu'à un demi-centimètre seulement de la surface ; descendant de l'obstacle, elles ne voient pas le sol à 1 cm.

Puis l'auteur expose quelques réserves dont il fait lui-même peu de cas (telle est sans doute la raison pour laquelle elles n'ont jamais attiré l'attention), mais dont l'intérêt est cependant indiscutable et auraient pu conduire sur la voie des recherches que nous avons faites. « De ces « observations il ne faut déduire que les larves de Lépidoptères ne peuvent avoir la notion vague de la présence de corps volumineux dont « elles sont éloignées de quelques décimètres. » Et il cite l'exemple de la chenille de *Chelonia cava* qui s'arrête à 2,5 ou 3 cm. d'une boîte de 10 cm. de hauteur, ou bien tend son corps vers le bras de l'observateur

(1) F. PLATEAU. — Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes. *Bull. Acad. Belg.*, XIV, 1887 ; XV et XVI, 1888 ; Mém. couron. et autres mém. de l'Acad. de Belg., XLIII, 1888.

qui approche une mince baguette de 2-3 cm. bien que le bras soit au minimum cinq fois plus loin que la baguette, celui de *Malacosoma neustria* qui tourne la partie antérieure de son corps vers le corps de l'observateur à 40 cm. La conclusion formulée sur ces réserves est la suivante : il n'y a pas en ces cas vision de la forme des objets au sens propre, il s'agit de méprises sur lesquelles il est inutile d'insister. Et PLATEAU nous renvoie à une méprise analogue notée sur un insecte parfait par FOREL (1) qui vit des *Lasius fuliginosus* se diriger sur lui, le prenant sans doute pour un arbre.

Ainsi éliminée l'hypothèse de la vision éloignée chez les chenilles PLATEAU passe à la partie positive de son étude et expose les expériences qu'il a faites pour reconnaître la distance de vision distincte. Les espèces choisies ont été : *Pieris brassicae*, *Pieris napi*, *Smerinthus tiliae*, *Chelonia caja*, *Liparis chrysorrhoea*, *Liparis salicis*, *Orgyia antiqua*, *Malacosoma neustria*, *Malacosoma quercus*, *Malacosoma rubi*, *Phalera bucephala*, *Acronycta tridens*, *Hadena persicariae*, *Hadena oleracea*. Les chenilles sont placées sur une baguette horizontale tenue sur un support par une épingle piquée dans un bouchon : l'insecte va à une extrémité et balance le corps en tous sens ; on présente alors une baguette mobile, sèche, inodore, de 30 cm. de longueur sur 0,5 cm. d'épaisseur et on rapproche jusqu'au moment où la chenille manifeste que l'objet est vu en faisant des efforts pour l'atteindre. « Recommencant, éloignant, se défiant des illusions, on arrive à déterminer la distance à 5 m/m près ». Résultats : pour *chrysorrhoea* 0,5 à 1 cm., *salicis* 1 à 2 cm., *neustria* 1 à 2 cm., etc... conclusion : en général la vision devient très douteuse à 2 cm. et n'existe pas à 3 cm. ; « Mais le fait bien démontré que les chenilles constatent « à l'aide de leurs yeux l'existence d'un objet de dimensions restreintes « lorsque celui-ci est à peu près à 1 cm. de leurs organes visuels, alors « que les Iules placés dans les mêmes conditions ne distinguent rien du « tout, nous montre que les chenilles sont mieux douées et nous autorise « à admettre chez elles la formation d'une image rétinienne, et par suite « une vision véritable ».

Si l'on admettait simplement les conclusions de PLATEAU, le problème de la vision ocellaire des chenilles pourrait paraître tout à fait résolu : vision distincte voisine de 1 cm., au delà perceptions vagues sans rapport avec la vision des formes, celles des grandes masses pouvant se ramener à des impressions d'ombre et de lumière. On ne pourrait guère citer, contre la négation de la vision des formes à distance, que des opinions extrascientifiques basées sur des expériences mal faites et des inductions irrationnelles.

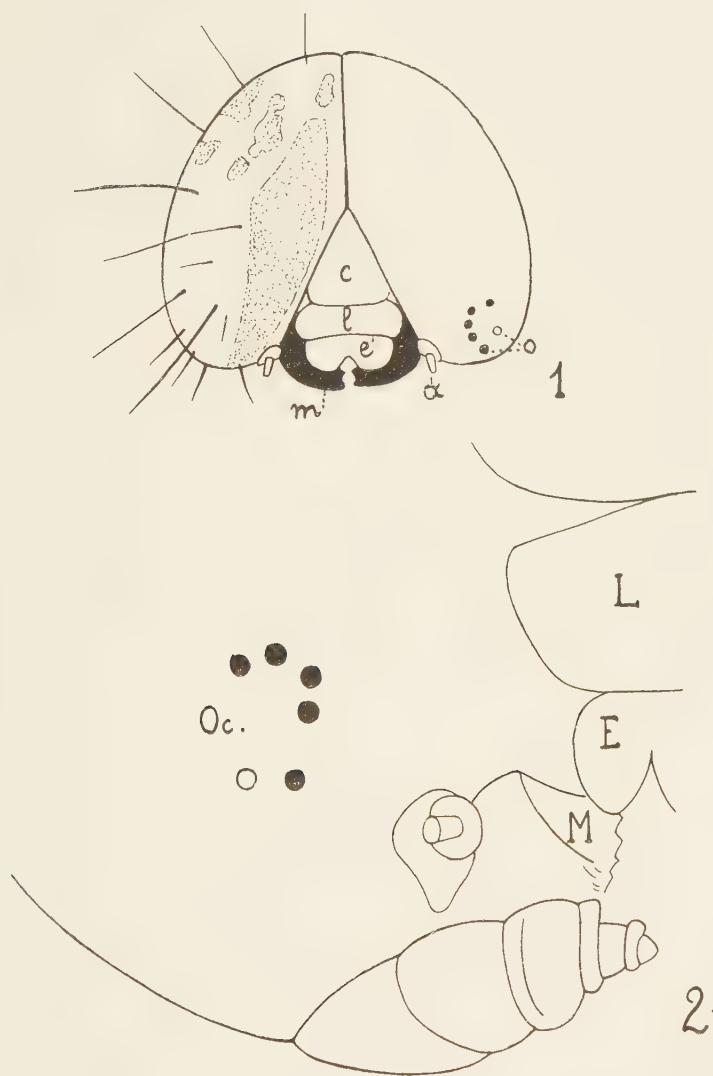
Mais le travail de PLATEAU, malgré son indéniable valeur, nous paraît

(1) A. FOREL. — Les fourmis de la Suisse (Mém. cour. par la Soc. Helvét. des Sc. Nat., 1874).

discutable sur bien des points. Tout d'abord le critère adopté par l'auteur pour distinguer la vision des formes est défectueux : il implique de la part de l'insecte la reconnaissance de l'objet vers lequel est obtenue la réaction positive. La chenille qui tend à se diriger vers le bras d'un homme commet une méprise, elle ne voit donc pas ; celle au contraire qui cherche à poser l'extrémité antérieure de son corps sur une baguette mince commet un acte naturel analogue à celui qu'elle exécuterait sur un arbre et c'est là le cas de vision véritable. PLATEAU sous-entend sans doute par là la reconnaissance d'un substrat permettant de quitter la baguette fixe de son appareil. Nous ne pouvons nous rallier à ce critère, faute de savoir ce que peut être la reconnaissance d'un objet par un insecte : cette notion est purement anthropomorphique et n'exprime qu'une hypothèse sur les aptitudes psychiques de l'insecte. Par ailleurs, même en supposant exacte la notion, il nous paraît difficile de voir une opposition réelle entre le fait pour une chenille de se diriger vers un bras ou celui d'aller vers une baguette : la baguette n'est qu'un artifice, vers lequel l'effort peut être considéré comme une méprise ? Ce que nous pouvons constater, c'est le résultat d'abord, qui se traduit par un mouvement orienté : ce mouvement orienté est affirmé par PLATEAU, vers la baguette à 1 cm., vers le bras à plus d'un décimètre. La question suivante est plus complexe déjà : le mouvement orienté résulte-t-il d'une impression visuelle ? On peut admettre qu'en l'affirmant PLATEAU a raison. Enfin l'impression visuelle se rattache-t-elle à la vision de formes correspondant à la perception d'une image rétinienne distincte ? La réponse est impossible, et tend vers la négative tant que l'on n'obtient pas de réactions variant avec la forme de l'objet.

Si l'on examine par surcroît les conditions des expériences de PLATEAU avec sa baguette, il faut convenir qu'elles peuvent laisser une petite part au doute : agissant à si courtes distances à côté d'insectes très mobiles, l'expérimentateur doit avoir grand mal à séparer les hasards favorables des résultats positifs, particulièrement pour les chenilles velues qui sont presque au contact de l'objet : il faut compter, en sus, avec la possibilité d'impressions sismesthésiques provoquées, d'aussi près, par les mouvements de l'air. Ces objections, pour n'être pas péremptoires, demeurent réelles.

Donc PLATEAU a apporté quelques lumières nouvelles sur le problème de la vision ocellaire, mais ne l'a nullement résolu d'une manière définitive ; après lui la voie demeure ouverte à de nouvelles tentatives.

Position des ocelles de *Lymantria dispar*.

c, clypeus. — L, l, labre. — E, é, épipharynx. — M, m, mandibule. —
a, antennes. — Oc, o, ocelles.

RECHERCHES PERSONNELLES

I. — LES ORGANES VISUELS DES CHENILLES DE *LYMANTRIA DISPAR*. —

La disposition des ocelles de *L. dispar* n'est nullement spéciale et ne mérite donc qu'une brève description. Les groupes ocellaires sont au nombre de deux placés de chaque côté de la tête, très bas, à hauteur du labre et de l'épipharynx, extérieurement aux antennes ; ils occupent une partie légèrement bombée dont la convexité est tournée vers l'avant, vers le côté et vers le bas, les axes des divers ocelles divergeant nettement. Il y a six ocelles par groupe ; en joignant les centres des ocelles d'un même groupe on obtient un polygone convexe irrégulier qui pourrait être inscrit dans une courbe sensiblement ovalaire ; une extrémité de l'ovale, un peu plus effilée que l'autre, est située vers le bas, on y trouve du côté externe un ocelle très clair, presque blanc, assez brillant et du côté interne un ocelle noir, plus brillant ; ces deux ocelles sont rapprochés l'un de l'autre, et séparés nettement des ocelles supérieurs, tous noirs brillants, ces derniers étant généralement rapprochés entre eux à l'autre extrémité de l'ovale surtout du côté interne. D'un individu à l'autre les intervalles séparant les divers ocelles varient dans une assez forte mesure, il paraît donc inutile de plus préciser. On peut remarquer *a priori* que la situation des organes ne paraît guère favorable à la vision à distance, puisqu'ils « regardent » vers le bas ; cependant il n'en est pas ainsi chez l'animal vivant, qui même au cours de la locomotion la plus normale relève la tête de telle sorte que les axes ocellaires dépassent souvent l'horizontalité.

La disposition des ocelles sur la tête d'une chenille adulte de *Lymantria dispar* est représentée sur la planche I.

Anatomie. — L'étude anatomique des ocelles ne conduit pas à supposer un mode de vision spécial chez les chenilles de *L. dispar* : nous nous sommes assuré que l'organisation de l'appareil visuel est conforme à un type commun, le seul actuellement connu, sauf omission de notre part.

Ce type commun a été décrit et représenté par R. DEMOLL (1), d'après O. PANKRATH et R. HESSE en une coupe longitudinale schématique d'un ocelle de *Gastropacha rubi* ; l'auteur explique ainsi la structure de l'organe : « L'œil se compose d'une lentille biconvexe, d'un cristallin, d'une rétine et de cellules de revêtement. Le revêtement comprend trois cellules géantes, qui sont les cellules cornéagènes ; on doit les classer parmi les cellules épidermiques (hypodermiques). La chambre ménagée entre ces cellules géantes est recouverte d'une couche cellulaire lâche. Le

(1) R. DEMOLL. — Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. 1917.

« cristallin, divisé en trois parties, est produit par trois cellules, dont on
 « voit encore les noyaux du côté distal. Les cellules rétinienues sont
 « disposées en deux couronnes superposées, la couronne distale compre-
 « nant trois cellules, la couronne proximale quatre cellules... elles sont
 « fusionnées dans leur partie axiale en un rhabdome et sont pigmentées.
 « Du côté proximal, elles se prolongent en un robuste filet nerveux. Cette
 « disposition permet à peine de soupçonner la possibilité de la formation
 « d'une image ».

DEMOLL n'a pas dit jusqu'à quel point le type de *Gastropacha rubi* peut être généralisé; nous l'avons trouvé à peu près identique chez trois espèces sur lesquelles nous avons pratiqué des coupes: *Lymantria dispar*, *Ocnogyna baetica*, *Thaumetopoea herculeana*.

Pour la préparation des objets, nous avons utilisé plusieurs méthodes, selon les possibilités du moment :

1° Pour *L. dispar*, nous disposons d'un matériel non spécialement choisi, chenilles des stades V et VI fixées au formol; nous avons coupé après inclusion simple dans la paraffine et coloré à l'hématoxyline. Sur un assez grand nombre de coupes, quelques-unes ont été suffisantes pour reconnaître l'anatomie, bien qu'en général la dureté de la chitine ait amené des dissociations profondes; nous avons toutefois été obligé de compléter l'étude des coupes au microtome par celle de dissections et de coupes à la main de la lentille cornéenne.

2° Pour *O. baetica* et *T. herculeana*, nous avons adopté une suggestion de M. le Professeur HOLLANDE consistant à fixer les chenilles aussitôt après la mue; ce procédé ayant toutefois l'inconvénient d'obliger à une discipline peu pratique dans la récolte du matériel, nous l'avons complété en choisissant des insectes avant la mue, que nous avons débarrassés nous-même de la vieille cuticule. Dans ces conditions, les objets, fixés au mélange de Bouin-Hollande ou au mélange de Carnoy, se sont coupés facilement après inclusion dans la paraffine. Cette dernière méthode a l'inconvénient de mettre en évidence une disposition transitoire de courte durée de l'appareil dioptrique, la chitine étant encore molle et peu épaisse.

Dans l'ensemble, nos méthodes nous ont donné des résultats suffisants au point de vue anatomique, mais auraient mérité une mise au point, que nous n'avons pas encore faite, quant à la cytologie.

Ocnogyna baetica (voir Planche II, fig. 1), au moment de la troisième mue, présente sur l'hypoderme une couche chitineuse mince et plissée, de teinte très claire; l'ocelle, dont les dimensions sont encore peu développées, ne fait pas saillie d'une manière très forte à l'extérieur ni à l'intérieur de l'hypoderme, auquel il paraît annexé. La cornée, peu épaissie, est concavo-convexe ou plan-convexe, non biconvexe, formant un dôme au-dessus des grandes cellules cornéagènes (cellules géantes de DEMOLL); le cristallin, presque sphérique, est divisé en trois parties,

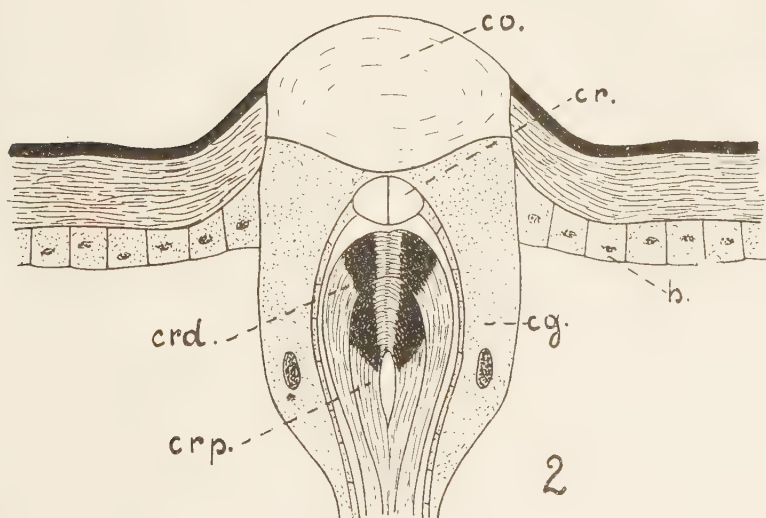
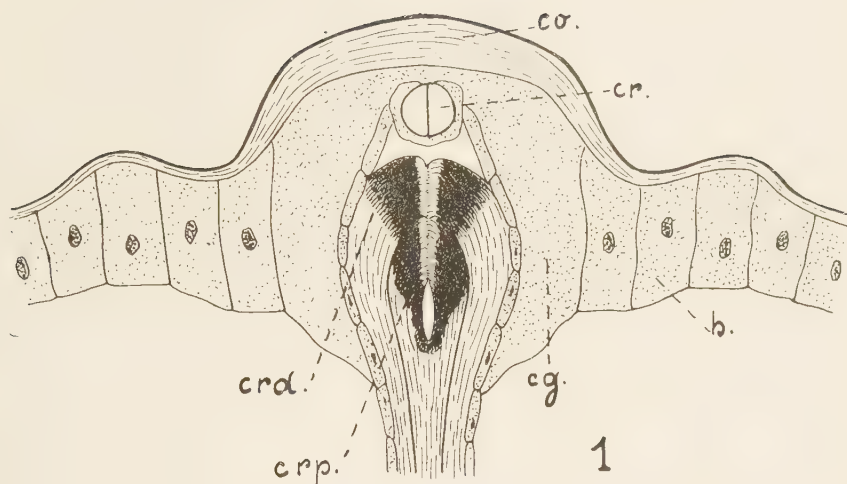


Fig. 1. — Coupe longitudinale médiane, demi-schématique, d'un ocelle de chenille d'*Ocnogyna baetica*, au moment de la troisième mue. (La chenille a été débarrassée de la troisième exuvie.)

Fig. 2. — Coupe longitudinale médiane, demi-schématique, d'un ocelle de chenille de *Lymantria dispar*, au dernier stade larvaire.

co, cornée. — cr, cristallin. — cg, cellule géante. — h, hypoderme. — crd, cellules rétinienne de la couronne distale. — crp, cellules rétinienne de la couronne proximale.

par des plans longitudinaux ; les cellules rétiniennees sont fortement pigmentées, disposées en deux couronnes superposées, dont la couronne distale paraît formée de quatre cellules.

Après la mue, l'ocelle subit quelques modifications : la cuticule, en épaisissant, tend à devenir dans sa partie cornéenne légèrement biconvexe ; le cristallin s'aplatit quelque peu dans le plan transversal ; enfin, dans son ensemble, l'ocelle se développe par rapport à l'hypoderme.

La structure des ocelles de *Thaumetopoea herculeana* est, au moment de l'avant-dernière mue, fort voisine de ce qu'elle est chez *Ocnogyna baetica* à la troisième mue ; notons cependant le fait que la partie centrale de la lentille cornéenne est déjà biconvexe, d'une manière très peu accentuée.

Lymantria dispar (voir Planche II, fig. II) étudié seulement sur des chenilles ayant à peu près atteint le maximum de la taille et présentant une cuticule chitineuse tout à fait développée, possède des ocelles correspondant tout à fait au schéma publié par DEMOLL de *Gastropacha rubi*. La chitine, épaisse, foncée, montre une couche externe tout à fait opaque et circonscrit l'aire cornéenne transparente, brillante. En épaisseur, la cornée est nettement biconvexe ; elle arrive presque au contact d'un cristallin un peu aplati. Dans l'ensemble, l'appareil ocellaire paraît plus externe que chez *G. rubi*, la surface cornéenne interne étant à peu près au niveau de la limite externe de la cuticule circumvoisine et la rétine atteignant le niveau de l'hypoderme.

L'examen de nos coupes anatomiques ne nous a pas permis jusqu'ici de reconnaître les différences pouvant exister entre les deux catégories d'ocelles que l'on distingue à première vue sur le vivant : ocelles clairs et ocelles foncés.

D'après les résultats de notre étude anatomique, nous n'avons pas cru devoir essayer de nous représenter quelle peut être la marche des rayons lumineux dans l'appareil ocellaire, car les éléments nécessaires à une pareille reconstitution manquent tout à fait : d'emblée, il paraît fort difficile de connaître la réfringence des divers milieux traversés dont aucun n'est parfaitement homogène ; encore faudrait-il, d'ailleurs, pouvoir opérer sur le vivant. En l'état actuel des connaissances, toute théorie anatomo-physiologique serait prématurée et vouée à l'insuccès. Au contraire, l'étude du comportement peut apporter d'utiles renseignements sur la vision, pour autant que le phénomène visuel entraîne des réactions décelables chez l'insecte.

II. — PERCEPTION DE LA LUMIÈRE — PHOTOTROPISME. — FERNALD (1) a remarqué le phototropisme positif des jeunes chenilles qui, éclosant dans des boîtes d'élevage, se portent vers le côté éclairé ; nous

(1) FERNALD, *op. cit.*

avons constaté l'exactitude de ce phénomène et avons noté que dans la nature, sur les arbres, la distribution initiale des jeunes chenilles est fonction à la fois du phototropisme positif et du géotropisme négatif (voir deuxième partie, chapitre I). Dans la suite du développement, le phototropisme semble à peu près disparaître. C'est ici le lieu de préciser : pour étudier le phototropisme nous utilisons un cylindre de papier fort de 1 m. $\times$ 0 m. 20 de diamètre que nous noircissons intérieurement (noir mat, obtenu avec de la colle et du noir de fumée, pour éviter la réflexion des rayons lumineux) et dans lequel nous pratiquons un volet amovible V à égale distance des deux extrémités. L'une des extrémités est fermée par du papier noir, l'autre est laissée ouverte face à la source lumineuse

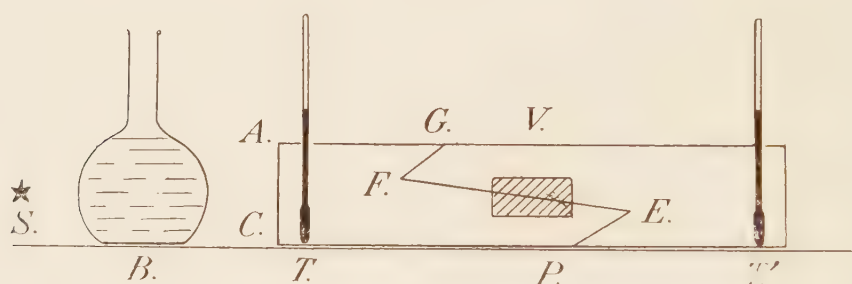


Fig. III. — Dispositif pour l'étude du phototropisme.

G, source lumineuse. — B, ballon rempli d'eau. — C, cylindre de papier. — V, volet amovible. — A, extrémité ouverte. — T, T', thermomètres. — P, E, F, G, trajets des chenilles.

qui est constituée par une ampoule électrique. Pour qu'il n'y ait pas de différences de température à l'intérieur du cylindre, nous interposons un ballon B rempli d'eau et, comme vérification, nous disposons un thermomètre à chaque bout, (T et T') ces objets étant eux-mêmes soustraits à la lumière directe par des écrans noirs afin d'éviter les reflets. Les chenilles sont introduites par le volet V et disposées sur le plancher du cylindre en P ; l'observation est faite par l'ouverture éclairée.

A. Les chenilles jeunes au sortir de l'œuf réagissent d'une manière très uniforme ; dans la proportion de 95% environ, elles parcourent le trajet P A à peu près en ligne directe et sortent du cylindre. Pas de variations sensibles en changeant l'intensité lumineuse entre 5 et 100 bougies et la température entre 16° et 35°. Remarquons que le trajet P A équivaut à une constante asymétrie d'éclairement entre les deux côtés du corps ; il constitue une résultante de phototropisme positif et de géotropisme négatif.

B. Les chenilles du stade I après la nutrition paraissent encore présenter une réaction positive peu nette (pas plus de 60%) : les trajets sont irréguliers, sinueux et il y a beaucoup d'arrêts. Pas de différences essentielles avec les variations d'intensité ni de température ; le moment du prélèvement des insectes importe peu lorsque les élevages ont été conduits à l'obscurité ; dans le cas contraire il apparaît une certaine paresse diurne.

C. Les chenilles plus âgées ne réagissent que par des mouvements non orientés par rapport à la lumière : trajet P, E, F, G, avec arrêts fréquents, par exemple.

D. Après occlusion des ocelles, pratiquée comme nous l'indiquons plus loin, les jeunes chenilles ne présentent pas de phototropisme.

Il ne paraît pas utile d'insister : la perception ocellaire de la lumière est évidente chez les jeunes chenilles qui réagissent par un mouvement orienté ; elle est aussi évidente chez les chenilles âgées qui réagissent au moins après la nutrition nocturne par une kinèse, comme nous l'avons montré au chapitre I de la deuxième partie.

III. — PERCEPTION DES COULEURS. — A notre connaissance, ce problème n'a jamais été abordé chez les chenilles ; nous avons fait sur *L. dispar* une série d'expériences dont les résultats ont toujours été négatifs ou douteux. Faute d'avoir obtenu des réactions certaines, il faut donc nous abstenir de toute conclusion.

IV. — PERCEPTION DES FORMES. — La perception des formes n'a pas été jusqu'ici reconnue chez *L. dispar* ; nous avons dit qu'elle n'a d'ailleurs jamais été démontrée pour aucun Arthropode possédant uniquement des yeux simples. Il y a donc lieu d'exposer avec quelque détail la méthode que nous avons suivie et les résultats obtenus.

A. *Existence chez les chenilles de L. dispar d'un mouvement orienté vers les arbres nutritifs.* — Dans la région de Mechra El Kettane (forêt de la Mamora, Maroc) les chênes-liège forment des peuplements peu denses, les troncs sont distants les uns des autres de dizaines de mètres souvent, les groupes ménageant entre eux des clairières parfois assez vastes. Lorsque les chenilles sont très nombreuses, on voit à terre quantité d'individus déambulant à travers ces clairières ; il est alors aisé de constater que dans un périmètre restreint autour de chaque arbre, une forte proportion des insectes se dirige vers l'arbre, en mouvement à peu près rectiligne. Les expériences suivantes soulignent la réalité du phénomène.

a) Une chenille prise sur le tronc d'un gros chêne-liège est posée sur le sol à 3-4 m. de distance, son corps n'étant pas dirigé vers l'arbre mais dans une direction assez voisine ; aussitôt lâchée elle exécute un mouvement tournant à la suite duquel elle va presque droit à l'arbre et commence à le graver.

b) Six chenilles sont lâchées à 5 m. d'un autre arbre : quatre rejoignent directement le tronc, les deux autres restant à peu près immobiles.

c) Cinquante chenilles sont jetées à terre à 40 centimètres d'un arbre qui mesure environ 20 centimètres de diamètre à la base ; quarante individus se rendent à l'arbre à peu près en ligne droite, quatre autres se dirigent vers un arbre plus éloigné vers lequel ils étaient initialement tournés, les six derniers obéissant à une impulsion attractive différente sans rapport avec les arbres.

L'observation directe dans la nature et des expériences très simples donnent donc l'indication générale suivante : les chenilles de *L. dispar*, à terre, sont attirées par les arbres.

B. *Le mouvement orienté vers les arbres a pour origine des sensations visuelles.* — *A priori*, le mouvement orienté vers les arbres peut résulter de sensations visuelles, mais pour s'en assurer il convient d'éliminer la possibilité de l'intervention des autres facteurs.

d) *Facteurs tactiles.* — Les sensations tactiles exercées par le substrat, en l'espèce le sol sableux ou couvert de feuilles, sont différentes de celles plus habituelles de l'écorce du chêne-liège : il en pourrait résulter une kinèse, mais non un mouvement orienté. L'arbre par sa masse coupe plus ou moins le courant d'air, modifie en tout cas la direction et la vitesse des filets d'air : peut être la chenille s'oriente-t-elle par rapport au vent, ou bien suit-elle l'itinéraire selon lequel le vent se fait sentir au minimum ? En variant les points de lâcher, on constate que l'influence du vent est nulle.

e) *Facteurs calorifique et lumineux.* — Par multiplication des points de lâcher, on constate l'absence totale de liaison avec la seule source présente de chaleur et de lumière, le soleil. Il ne s'agit ni de thermotropisme, ni de phototropisme.

f) *Facteurs chimiques.* — Le chêne-liège diffuse alentour des émanations de nature chimique, qui peuvent être notamment perçues par le sens olfactif. Autant que nous avons expérimenté sur nos chenilles, il ne semble guère que celles-ci réagissent jamais à distance aux qualités chimiques des corps ; elles ne sont pas attirées par les substances nutri-

lives. D'ailleurs, les *Pirus mamorensis* exercent une attraction comparable à celle des *Quercus suber*, bien que les chenilles ne s'en nourrissent qu'exceptionnellement ; les vieux troncs de chênes morts mais non abattus, les poteaux télégraphiques, attirent aussi. La substitution aux arbres d'un corps quelconque dressé, présentant d'assez grandes dimensions,

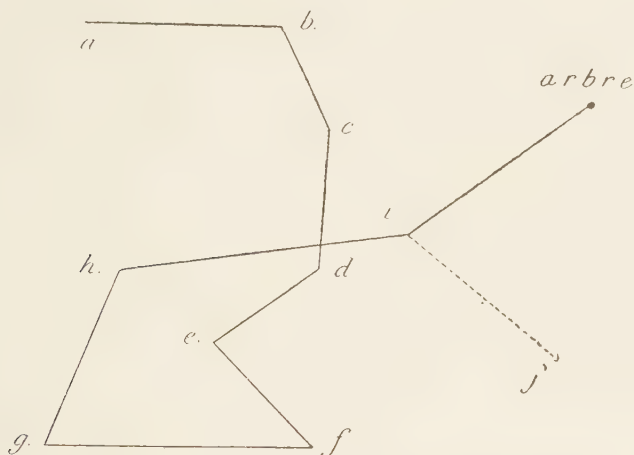


Fig. IV. — Trajets successifs d'une chenille.

tranche la question. Par exemple, cette expérience : une chenille étant placée en *a*, l'observateur s'immobilise à 2 mètres de là, en *b* : la chenille parcourt aussitôt *a b*, mais alors l'observateur se déplace pour se poster en *c*, puis *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *j* : la chenille suit exactement ce trajet, sauf *i*, *j*, car elle accomplit le parcours de *i* vers l'arbre voisin. La chenille a donc été attirée par un homme, comme elle l'est plus normalement par les arbres.

Pour confirmation, citons encore l'expérience suivante : dans une clairière de sable est dressé un cylindre de papier brun foncé de 0 m. 60 de haut sur 0 m. 10 de diamètre : les chenilles placées à terre à la distance de 1 m. 50 se dirigent vers l'objet et y montent.

g) Facteurs d'équilibre. — Les chenilles de *L. dispar* sont, on le sait, assez sensibles à l'inclinaison du substratum et présentent sur les rampes une réaction nette de géotropisme négatif. Or bien souvent les arbres en croissant soulèvent le terrain circumvoisin jusqu'à une distance d'un à deux mètres, en sorte qu'ils occupent le centre surélevé d'une surface cônique de faible pente. Il faut donc dire que les expériences ci-dessus

ont été faites sur des terrains quelconques dont les faibles déclivités étaient diversement orientées.

h) Rôle des ocelles. — Il n'est pas difficile de supprimer la vision ocellaire : pour obtenir ce résultat, nous anesthésions d'abord les chenilles à l'éther afin de pouvoir couper avec des ciseaux, d'aussi près que possible, sous la loupe binoculaire, le revêtement pileux de la tête, puis nous déposons sur les ocelles plusieurs couches de vernis noir. Les individus ainsi opérés sont incapables de se diriger vers les arbres lorsqu'on les pose à terre à quelque distance du tronc. L'influence du traumatisme et de la suppression des poils est nulle en l'occurrence, car d'une part les opérés peuvent vivre et se nourrir comme leurs congénères si on les place sur des rameaux feuillus, et d'autre part les individus auxquels on fait subir l'anesthésie, puis la section des poils, puis un nombre égal d'applications d'alcool pur à 90°, peuvent parfaitement, après un court temps de repos, être attirés par les arbres.

Ainsi donc, les chenilles de *L. dispar* se dirigeant vers des arbres ou autres objets de formes analogues présentent une réaction motrice à des impressions visuelles qui ont pour siège l'appareil ocellaire.

C. La réaction visuelle des chenilles procède de la vision des formes. —

i) Les chenilles ne réagissent pas spécialement à des intensités lumineuses ni à des couleurs. — Elles se dirigent, en effet, vers des objets dressés très divers : chènes-liège dont les troncs sont gris-blanchâtre avec des dessins sombres correspondant aux crevasses de l'écorce ou bruns (après le démasclage), corps d'un homme habillé en gris avec des bottes rouge brun, ou en noir, ou en kaki, cylindre fait de tiges vertes assemblées, cylindre de papier noir, ou gris ou brun, ou chamarré de dessins ; la seule restriction à noter est l'absence de réaction positive vers le blanc, ce qui semble s'accorder avec la tendance au phototropisme négatif.

j) Les chenilles ne sont pas uniquement attirées par les objets obscurs ou foncés. — On ne peut ramener le cas de *L. dispar* à celui du crabe qui va vers une tache obscure ou sombre, car l'objet attractif peut être choisi moins foncé que le fond sur lequel il se détache ; les silhouettes sombres attirent probablement mieux que les silhouettes claires, (au moins en apparence, mais cela peut tenir à ce que dans la nature, en plein jour, il est plus difficile d'obtenir un fort contraste entre une silhouette claire et un fond sombre qu'un contraste de valeur analogue entre une silhouette sombre et un fond clair) mais les silhouettes claires attirent incontestablement.

Les expériences suivantes établissent ces faits :

1) Trois cylindres de papier mesurant 60×8 centimètres, l'un blanc mat, le second enduit de noir de fumée, le troisième grisé de dessins irréguliers, sont placés à environ 10 mètres l'un de l'autre dans une clairière sablonneuse où abondent les chenilles de *L. dispar* ; nous nous efforçons d'aplanir le terrain aussi bien que possible autour de chaque cylindre. Nous observons ensuite les arrivées de chenilles entre 18 heures et 18 h. 15. Durant ce laps de temps, 21 chenilles ont rejoint et escaladé le cylindre noir, vers lequel toutes se sont dirigées en ligne droite à partir de la distance minimum : 1 mètre ; le cylindre gris à dessins irréguliers, qui ressemble à un tronc de chêne-liège par l'aspect et par la valeur de la teinte générale, a reçu 12 visites, semblant n'avoir attiré les chenilles que d'un peu plus près ; enfin le cylindre blanc ne porte que quatre insectes dont trois l'ont certainement atteint par hasard au milieu d'un parcours sinueux non orienté. Le cylindre blanc a d'ailleurs paru donner lieu à des effets de répulsion sur un certain nombre d'individus qui l'ont approché par hasard.

2) Un cylindre de papier brun assez clair de 60×8 centimètres, placé devant un fond enduit de noir de fumée, attire nettement chacune des six chenilles expérimentées l'une après l'autre à la distance de 50 centimètres.

k) *Les chenilles réagissent positivement à certaines formes et non à toutes les formes.* — Avant toute étude, il est assez curieux de constater que les chenilles se dirigent particulièrement bien vers de grands objets dressés alors que les mêmes objets couchés ne donnent pas lieu à des réactions analogues. En forêt les arbres abattus n'attirent pas à la distance de 2 m. par exemple, alors qu'à la même distance la réaction existe pour des arbres de dimensions analogues ; toutefois cette différence de comportement pourrait s'expliquer par le fait qu'une grande silhouette dressée se détache bien sur un fond clair alors que le contraste au ras du sol a une moindre valeur ; on pourrait également juger que, pour être perçu, un objet doit présenter au moins une certaine hauteur apparente (ou hauteur angulaire) et donc que la réaction ne dépend pas tant de la forme de l'objet que de sa visibilité. Il est donc essentiel de procéder à des essais expérimentaux. C'est ce que nous avons fait ; toutefois, pour ne pas compliquer le problème, nous n'avons opéré qu'avec des formes très simples.

1) L'objet attractif choisi est un cylindre de papier fort noirci avec du noir de fumée, mesurant 30×9 cm., qui se détache sur un fond plus clair. Les chenilles sont placées initialement à la distance de 1 m. et mises en mouvement par des excitations de contact dans une direction déterminée, différente de celle du cylindre. Dans les cas de réaction posi-

live, le comportement est le suivant : parcours initial non orienté, sinueux, hésitant, A B, puis trajet à peu près direct, B C, témoignant de l'attraction exercée par l'objet ; pour une série d'individus, les trajets A B, A' B', etc..., pourront être fort variés, de sorte que les distances B C, B' C, etc..., différeront ; au point de vue qui nous intéresse, nous ne devrons évidemment comparer entre elles que les réactions obtenues à des distances à peu près égales les unes aux autres.

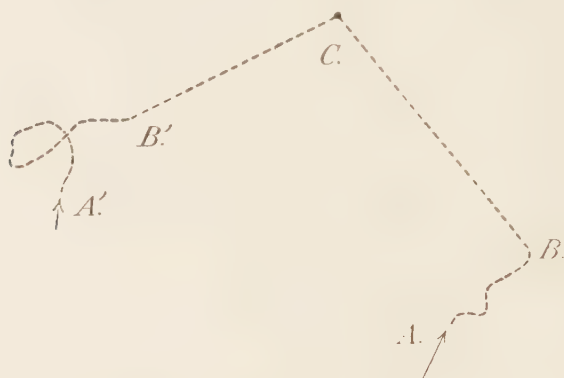


Fig. V. — Trajets de chenilles.

L'objet étant placé debout, la proportion des réactions positives est très forte, environ 80% ; dans le lot de chenilles expérimentées, dix individus ont parcouru des droites B C d'environ 90 cm. de longueur.

En plaçant l'objet horizontalement sur le substrat, il n'y a plus de réactions positives certaines : quelques individus rejoignent bien le cylindre, mais très peu de trajets sont directs et peuvent d'ailleurs être interprétés comme résultant du hasard seul ; en particulier, les dix chenilles citées dans l'expérience précédente ont erré de côtés et d'autres.

Pour expliquer la différence des résultats nous ne voyons que deux hypothèses théoriquement possibles : 1° L'objet attire ou n'attire pas selon sa situation dans l'espace, par rapport au plan du substrat. Dans cette hypothèse le cylindre couché n'attirerait pas en raison de sa trop faible hauteur apparente (environ 7°), alors que le cylindre dressé attirerait parce qu'il occupe pour partie des hauteurs apparentes entre environ 7° et environ 20° ; 2° L'objet attire ou n'attire pas selon sa forme, c'est-à-dire selon le rapport qui existe entre sa hauteur apparente et sa largeur apparente.

2) Pour choisir entre les deux hypothèses nous avons employé deux méthodes. La première a consisté à déplacer en hauteur le cylindre couché en le suspendant à des fils ; les résultats n'ont pas été très nets : dubita-

tivement, quelques réactions ont été positives. La seconde a été d'élargir le cylindre dressé haut de 30 cm., de manière à en modifier la largeur apparente ; là, les résultats ont été des plus démonstratifs : jusqu'à une largeur d'environ 50°, les chenilles ont donné autant de réactions positives que pour la largeur initiale ; à 100° le nombre des échecs devient assez élevé pour que l'on doive se résoudre au doute. (D'ailleurs évidemment, plus on augmente la largeur de l'objet, plus augmente le nombre de possibilités favorables dues au hasard).

Conclusion. — Les chenilles de *L. dispar* réagissent à certaines formes d'objets et non à d'autres formes : elles sont attirées par les silhouettes allongées dressées et peuvent l'être encore par des objets assez hauts s'ils ne sont pas beaucoup plus larges que longs ; nous ne pouvons préciser l'énumération des formes attractives, ce qui ne semble pas d'ailleurs d'un intérêt capital. Nous croyons avoir démontré en tous cas que ces insectes distinguent les formes et perçoivent donc de véritables images visuelles.

V. — ACUITÉ VISUELLE. — Pour reconnaître avec exactitude l'acuité visuelle les procédés d'optique physique sont évidemment les meilleurs ; à défaut d'avoir pu voir ni fixer par la photographie les images qui se forment dans les ocelles de *L. dispar*, à l'exemple de ce qu'a fait EXNER pour le Lampyre mâle, nous en sommes réduits à juger de la perception d'après la réaction. Cette dernière méthode est théoriquement parfaite, si le but que l'on se propose est de reconnaître le comportement de l'insecte ; elle ne l'est pas au contraire si l'on veut rechercher les conditions limites de la formation des images, car on peut toujours estimer possible la formation d'images sans qu'il y ait perception et moins encore réaction. Pratiquement la méthode ne peut donner d'ailleurs que des résultats approximatifs, parce qu'on ne peut savoir si l'objet présenté pour l'étude de la réaction réalise les conditions d'un optimum. Malgré ces imperfections, la méthode a l'avantage d'être facile et de ne jamais donner l'approximation par excès, mais par défaut.

A) L'objet attractif est un cylindre de papier noirci comme à l'habitude, de 30 cm. de hauteur sur 9 de largeur, qui se détache bien sur un fond clair. De même que dans les expériences indiquées plus haut à propos de la forme, les chenilles sont mises en mouvement dans une direction différente de celle de l'objet, et la distance de la réaction est mesurée à partir du point où le trajet de l'insecte est orienté vers l'objet ; voici quelques exemples : a) à 1 m. 5 une chenille stade V ou VI prend la direction du cylindre ; b) deux chenilles stade IV passent à 1 m. du cylindre sans réagir ; c) une chenille stade V lâchée à 1 m. 7 prend tout de suite

la direction du cylindre ; d) après dix centimètres de marche, une chenille stade V ou VI va droit vers le cylindre depuis la distance 1,6 m.

Les meilleurs résultats positifs donnent la distance maximum de 1,7 m. soit une hauteur angulaire apparente d'environ 9° et une largeur de 3° .

B) En forêt la distance maximum à laquelle se produit l'attraction par les arbres est variable selon les individus ; en moyenne elle avoisine 8 m. pour les arbres forts atteignant 10 m. de hauteur sur 0,75 de diamètre à la base ; exceptionnellement nous avons obtenu des réactions positives jusqu'à 12 m. Dans ces cas, il est difficile d'apprécier les dimensions apparentes de l'objet faute de savoir s'il faut considérer à cet égard la totalité de l'arbre ou seulement une partie ; seul l'élément *distance* est intéressant. Il nous montre que les chenilles voient à l'infini, car pour un appareil optique d'aussi faible distance focale que les ocelles, il ne peut y avoir de différences à considérer entre 8-12 m. et l'infini.

C) Nous avons répété l'expérience de PLATEAU avec des baguettes minces présentées à faibles distances. Les résultats ne nous ont pas permis de déterminer des limites inférieures à celles données par les expériences *a*. D'ailleurs à des distances de quelques centimètres, nous avons estimé très importantes les possibilités d'erreur d'interprétation : à celles, inhérentes à la méthode à l'égard de tous insectes, s'ajoutent pour *L. dispar* celles dues à la sensibilité très grande de cette espèce pour le corps même, le bras ou la main de l'observateur, même s'il a soin de se vêtir en blanc. Ces réserves faites, les résultats permettent d'estimer qu'un mouvement orienté vers un objet peut se produire dès la distance de 7 à 8 cm.

Conclusion. — Les chenilles de *L. dispar* perçoivent les formes des objets dont les dimensions apparentes ne sont pas inférieures à 9° en hauteur sur 3° en largeur ; la vision des formes existe pour les distances comprises entre l'infini et 7 à 8 cm., et peut-être aussi entre 7-8 cm. et 1-2 cm. Nous ne savons pas quel est le degré de netteté des images, quelle est en somme l'acuité visuelle, et pas plus si un processus d'accommodation existe, correspondant à la perception selon une échelle de distances si étendue.

VI. — PERCEPTION DES MOUVEMENTS. — On ne peut concevoir la perception des formes sans perception des mouvements, mais nous n'avons pu noter aucune réaction spéciale à la perception visuelle des mouvements, sinon la faculté pour les chenilles de suivre un objet en déplacement lent (par exemple un homme comme nous l'avons dit plus haut). Les réactions de *L. dispar* aux mouvements des corps ont pour origine des impressions sensorielles tactiles et non visuelles. On

peut s'en étonner après ce que nous avons constaté de la valeur de l'organe visuel ; mais, sans plus, il le faut admettre.

VII. — RÔLE DES DIVERS OCELLES. — Selon l'hypothèse d'EUGÈNE SIMON, les yeux clairs des Aranéides sont adaptés à la vision nocturne, alors que les yeux à pigments foncés ont un rôle visuel diurne ; cette hypothèse, uniquement basée sur des données morphologiques, a été controuvée par RABAUD pour cette catégorie d'Arthropodes. Les chenilles de *L. dispar* possèdent des ocelles dont la structure anatomique n'est pas semblable à la structure des organes des Aranéides, mais qui présentent des différences analogues de pigmentation ; il est intéressant de se rendre compte si ces différences chez *dispar* se traduisent dans le comportement.

A) *Rôle des ocelles clairs.* — Si l'on procède à l'occlusion de tous les ocelles foncés à l'aide de vernis noir, la vision diurne paraît affaiblie, mais n'est pas supprimée : a) une chenille nous suit à une distance de 0 m. 75 sans gêne particulière ; mais peut-être le vernissage a-t-il été mal réussi, car en recommençant l'expérience avec dix autres chenilles, nous n'obtenons pas de réactions positives ; b) un lot de dix chenilles est expérimenté devant un cylindre noir de 0,8 m. de hauteur sur 0,1 m. de diamètre : à la distance de 0,5 m. nous obtenons un résultat positif ; à 0,3 m. quatre résultats positifs ; c) trois chenilles expérimentées dans les mêmes conditions réagissent toutes trois positivement à la distance de 30 cm. ; d) au crépuscule, éclairément presque nul, nous n'avons obtenu aucune réaction positive à quelque distance que ce soit.

B) *Rôle des ocelles foncés.* — L'occlusion des deux ocelles clairs n'altère pas la vision d'une manière notable. A un mètre de distance, nous obtenons six réactions positives sur dix avec le cylindre de 80 cm. sur 10 cm.

C) *Conclusion.* — Nos expériences sur le rôle des divers ocelles n'ont pas été assez nombreuses, ni assez précises, pour permettre de donner au problème une solution complète et définitive ; il en découle pourtant l'indication suivante : la vision par les ocelles des deux catégories présente les mêmes caractéristiques essentielles, entraînant les mêmes réactions motrices.

VIII. — RÔLE DE LA VISION DANS LE COMPORTEMENT. — En étudiant le comportement normal des chenilles de *L. dispar* nous avons indiqué quelle part de l'activité de l'insecte est due à la perception de la lumière et quelles sont les réactions correspondant à la variation de la luminosité. Bien que le présent chapitre soit consacré à la vision en général, nous ne reviendrons donc pas sur ce qui a été dit et nous n'expo-

serons pas le rôle des sensations visuelles dans le comportement, mais seulement celui de la vision des formes.

La particularité qui nous a conduit à étudier d'assez près la vision ocellaire est l'attraction exercée à distance par les arbres. Quelle est l'importance de cette réaction dans la vie de l'espèce?

Dans certains cas, la réaction peut être utile à la vie individuelle : elle conduit les chenilles vers un substrat nourricier. Elle est cependant si indirecte par rapport à la nourriture que le résultat utile n'apparaît pas très important.

Les chenilles âgées sont rarement entraînées à terre lorsqu'elles ne sont pas très nombreuses sur un même arbre et que cet arbre ne se trouve pas à peu près dépourvu de feuillage : quand ces conditions sont réunies,

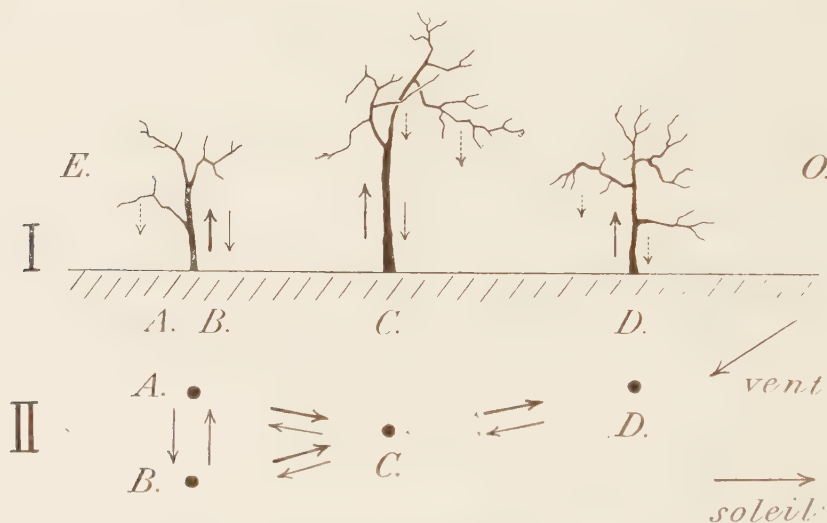


Fig. VI. — Courants de chenilles en mouvement.

I, élévation. — II, plan.

ce qui est fréquent dans la forêt de la Mamora, elles le sont, sur de vastes espaces, presque simultanément sur un ensemble d'arbres, et alors les résultats utiles ne peuvent se manifester qu'en bordure de la zone défeuillée. Encore faut-il dire que *la plus grande partie des individus tombés ou descendus d'un arbre ont tendance à revenir au même arbre plutôt qu'à un autre arbre plus éloigné*; cette règle peut souffrir des exceptions individuelles assez nombreuses parce qu'en tombant un insecte peut se trouver dans une position telle qu'il perçoit plutôt un objet qu'un autre; nous avons noté aussi une fois une véritable migration dans une direction donnée qui paraît être celle de la meilleure visibilité des silhouettes voi-

sines, les conditions étant les suivantes : zône défeuillée, soleil bas sur l'horizon. La figure ci-contre indique quels étaient les courants de chenilles, les flèches en traits forts s'appliquant aux courants les plus importants, celles en pointillé aux chutes.

Mais en quelque cas que ce soit, on ne peut dire qu'il y ait mouvement vers la nourriture : ainsi se peuplent des arbres défeuillés, des troncs morts, des arbres dont les chenilles ne peuvent se nourrir, des poteaux télégraphiques, etc...

Pour les chenilles jeunes, l'utilité est incontestable, car elles sont bien plus facilement entraînées à terre lorsque les arbres sont couverts de feuilles, mais là encore les conséquences favorables ne sont pas la règle. Nous n'avons pas examiné de près les réactions visuelles des jeunes individus, mais il est certain que leurs mouvements sont beaucoup plus limités et que leurs aptitudes visuelles sont moindres ; dans ces conditions elles vont beaucoup plus à terre à l'aventure et escaladent quantité de plantes basses herbacées ou des buissons d'*Ulex* et de *Thymelea* dont elles ne peuvent se nourrir ; lorsqu'elles rencontrent de tels supports, elles y demeurent en allées et venues prolongées, y revenant après en être parties. Enfin leurs chances de parvenir au substrat nourricier, sans être nulles, sont assez faibles.

Hors du cas de la locomotion à terre, la vision des formes joue-t-elle un rôle dans le comportement ? Nous ne l'avons pas décelé et admettons donc que, s'il existe, il ne peut être que faible. Tout au plus pouvons-nous admettre que lorsque les chenilles quittent le feuillage le matin au soleil levant, elles se dirigent peut-être vers les branches et les troncs dont elles perçoivent les silhouettes. Cette réaction aiderait à comprendre comment se peuplent les troncs et les branches maîtresses pour le repos diurne.

CONCLUSIONS

L'étude que nous avons faite chez *L. dispar* permet, croyons-nous, d'envisager d'une manière nouvelle le problème de la vision ocellaire des Arthropodes dépourvus d'yeux composés.

Avant nous, un seul auteur à notre connaissance a admis la perception des formes, F. PLATEAU ; encore ne lui a-t-il attribué que des limites très étroites et s'est-il défié des quelques résultats qui auraient dû le conduire vers des conclusions analogues aux nôtres. Malgré l'interprétation contraire donnée par cet auteur de ses expériences sur *Malacosoma neustria* et *Chelonia carya*, il nous apparaît que les chenilles de ces insectes ont une vision des formes à des distances assez considérables : leurs réactions sont comparables à celles que nous avons mises en évidence chez *L. dispar* et en sont une confirmation. Nous n'avons aucune raison

de croire *a priori* que les autres chenilles expérimentées par PLATEAU uniquement à courtes distances et avec un objet très petit, ne peuvent pas réagir comme celles-là à la perception des formes d'objets plus grands à des distances plus considérables ; jusqu'à plus ample informé, nous pensons que les exemples de *L. dispar*, *M. neustria*, et *C. caja* donnent au moins l'indication de la probabilité de la vision à distance pour l'ensemble des chenilles. Pour nous les limites trouvées par PLATEAU n'ont qu'une valeur relative ; elles donnent seulement celles de la vision pour un objet de dimensions apparentes données, et il n'est pas possible de les considérer comme des limites de distance.

TROISIÈME PARTIE

LA VIE ET LA MORT DE LYMANTRIA DISPAR AU MAROC

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

I. — MORTALITÉ DES ŒUFS DE *L. DISPAR*.

A) *Facteurs internes.*

B) *Facteurs externes.*

a) *Facteurs climatériques.*

b) *Facteur mécanique : dispersion des pontes.*

Trogoderma versicolor.

Anthrenus verbasci.

Tenebroides maroccanus.

Tinea fuscipunctella

c) *Parasitisme et prédatisme.*

II. — MORTALITÉ DES CHENILLES DE *L. DISPAR*.

A) *Famine.*

a) *Disjonction dans le temps entre le cycle de *L. dispar* et celui du chêne-liège.*

b) *Défoliation totale des arbres.*

c) *Imperfection de l'entraînement de *L. dispar* vers la substance nutritive. — Réactions nuisibles.*

B) *Maladies.*

C) *Parasitisme.*

Apanteles solitarius.

Biologie.

Meteorus pulchricornis.

Sturmia in conspicua.

D) *Prédatisation.*

III. — MORTALITÉ DES CHRYSALIDES DE *L. DISPAR*.

IV. — INTERACTIONS DES FACTEURS DE LA MORTALITÉ DE *L. DISPAR*.

V. — CONSÉQUENCES DES INTERACTIONS. — APPRÉCIATION DE LA VALEUR DESTRUCTIVE DES CAUSES DE MORTALITÉ.

VI. — LA QUESTION ÉCONOMIQUE DE *L. DISPAR* DANS LES FORÊTS MAROCAINES.

A) *Dégâts causés par *L. dispar*.*

B) *La lutte biologique.*

a) *Le principe de la lutte actuelle mondiale engagée contre *L. dispar* : réduction du taux moyen de la pullulation.*

b) *Autre principe possible de lutte : augmentation de la fréquence des destructions totales locales temporaires.*

INTRODUCTION. — Les causes de la mortalité de *L. dispar* ont déjà été étudiées par de nombreux auteurs, en Amérique surtout ; nous avons donné nous-même quelques éléments en partie nouveaux sur la limitation de l'espèce, en rapportant nos observations faites au Maroc (1). Il nous paraît cependant utile de revenir sur ce sujet dont l'importance est grande tant au point de vue de la science pure qu'à celui de la science appliquée.

Les auteurs américains ont publié, en effet, une série de travaux très objectifs et très documentés sur quantité d'éléments du complexe biologique, mais n'en ont pu épuiser, d'assez loin, la totalité, car la diversité de ces éléments est considérable. Ils se sont surtout attachés, d'ailleurs, à l'étude des prédateurs et parasites de l'espèce pour reconnaître l'action propre de chacun d'eux, considéré comme destructeur indépendant des autres destructeurs et des autres éléments du complexe ; ils n'ont pas souvent abordé le problème des interactions des organismes d'une manière générale et en fonction des facteurs météorologiques. Le remarquable Gypsy Moth Laboratory n'a pas dans ses attributions directes à expliquer les raisons de la diversité et de la variation du taux de la pullulation de l'espèce dans les divers pays du monde, mais bien essentiellement à trouver les moyens de réduire ce taux dans un cas tout à fait particulier, celui d'un pays où l'insecte a été importé par accident sans prédateur ni parasite. Par conséquent, un biologiste travaillant dans un pays autre que les Etats-Unis est appelé d'une part à trouver quelques éléments nouveaux de destruction de *L. dispar* ; d'autre part, surtout, à considérer l'existence d'un jeu d'interactions qui ne se révèlent guère aux Etats-Unis où la plus grande partie des facteurs de destruction sont d'importation récente et où par conséquent ils n'ont pas montré leurs interdépendances mutuelles et leur dépendance des autres facteurs. Pour ces raisons, les travaux américains sur *L. dispar* visent généralement un objectif restreint et leurs résultats tendent à paraître complets et définitifs, tandis que les travaux en dehors des Etats-Unis ne pouvant et ne devant être dégagés d'objectifs plus larges poseront plus de problèmes qu'ils n'en pourront résoudre.

Nous exposerons donc les faits biologiques que nous avons pu déceler, en insistant sur ceux qui sont nouveaux ; puis, essayant de juger des interactions, nous tenterons de placer le cas de *L. dispar* dans le cadre de la grande question générale de la vie et de la mort des espèces.

I. — MORTALITÉ DES ŒUFS DE *L. DISPAR*. — Les causes jusqu'ici reconnues de la mortalité des œufs de *L. dispar* relèvent soit du parasitisme, soit de facteurs climatiques.

(1) J. DE LÉPINEY, *op. cit.*

Dans la forêt de la Mamora où cette mortalité est considérable, nous nous trouvons en présence de causes très diverses ; le pourcentage de la destruction, bien que très variable d'une année à l'autre, paraît pouvoir se chiffrer à une moyenne d'environ 90% : par exemple sur un arbre portant environ 200.000 œufs aussitôt après la ponte, nous ne compterons au mois d'avril suivant que 20.000 éclosions environ. Les facteurs de la destruction peuvent être classés en deux catégories : facteurs internes et facteurs externes.

A) *Facteurs internes*. — Quelles que soient les conditions dans lesquelles on prélève une certaine quantité d'œufs de *L. dispar* pour les placer ensuite dans des conditions voisines de celles de la nature, on constate qu'un certain nombre avortent sans causes externes apparentes : certains montrent l'embryon nécrosé dès après le développement des premières semaines ou même décomposé encore plus tôt, d'autres se flétrissent et se dessèchent au bout de plusieurs mois. La proportion de mortalité est variable entre 20 et 40%. Les causes de cette mortalité peuvent être multiples. Nous n'en avons pas fait la recherche et les classerons donc sous la rubrique « facteurs internes inconnus ».

Dans certains cas, la mortalité sans causes externes apparentes atteint une proportion plus élevée, 60 à 65% et se rapporte à un facteur indirect précis : la *débilité des papillons parents* qui ont subi à l'état larvaire la disette de nourriture. Dans notre précédente note, nous avons proposé l'explication à titre hypothétique ; par la suite nos observations ont confirmé que les papillons débiles ont non seulement une fécondité amoindrie, mais pondent beaucoup d'œufs qui ne peuvent se développer dans les conditions normales. Nous ne savons pas par quel mécanisme pourrait être expliqué le phénomène.

B) *Facteurs externes*. — Les facteurs externes sont plus faciles à reconnaître et plus importants au point de vue économique, parce que l'homme peut en quelque mesure intervenir sur certains d'entre eux pour les favoriser.

a) Les facteurs climatiques sont souvent susceptibles de jouer un rôle direct. R.-T. WEBBER (1) croit avoir observé en Algérie que de très fortes chaleurs tuent les œufs les plus exposés au sirocco. Par ailleurs J.-N. SUMMERS (2) a étudié les effets du froid et a montré par des observations et expériences précises que dans la partie septentrionale de son habitat aux Etats-Unis, *L. dispar* subit par ce facteur un

(1) Communication personnelle.

(2) JOHN N. SUMMERS. — Effect of low temperature on the hatching of gipsy moth eggs. *U. S. Dep. of Agr. Bull.* n° 1080.

déchets appréciable. Il est étonnant que dans ce pays la seule cause de non-éclosion des œufs soit, abstraction faite du prédatisme et du parasitisme, le froid, alors qu'au Maroc nous avons toujours observé un important déchet à l'éclosion, qui ne peut être expliqué par le seul jeu immédiat des facteurs météorologiques.

b) **Facteur mécanique : dispersion des pontes.** — Ce facteur ne paraît pas jusqu'ici avoir été reconnu, bien qu'il soit fort important. Lorsque les pontes sont divisées et dispersées, que les œufs tombent à terre, ceux-ci sont à peu près sûrement voués à la mort. Lorsqu'ils ne sont pas collectés par les fourmis ou par divers prédateurs terrestres, les jeunes chenilles périssent pour la plupart peu après l'éclosion, faute de pouvoir rallier le substrat nourricier. Or le démembrement des pontes est tout à fait de règle en Mamora : la croissance de l'arbre en épaisseur la facilite un peu, mais elle est surtout l'œuvre de divers insectes saprophages, commensaux et prédateurs occasionnels. C'est une action mécanique due au forage de galeries entrecroisées dans les pontes, qui finissent par se détacher en lambeaux et par être emportées par le vent ; en hiver et souvent dès l'automne ou même le mois de septembre, 25 % au moins (parfois plus de 50 %) des pontes paraissent avoir été brossées avec une brosse dure, de telle sorte qu'il ne reste plus qu'une couche d'œufs collés à l'arbre.

Nous avons été amené à étudier le rôle des insectes suivants : *Trogoderma versicolor* Creutzer var. *meridionale* Kraatz, *Anthrenus verbasci* L., *Tenebroides maroccanus* Reitt., *Tinea fuscipunctella* Hawarth.

Trogoderma versicolor Creutzer est un petit Dermestide dont la biologie a d'abord été étudiée par E. PERRIS⁽¹⁾ : d'après cet auteur la larve se nourrirait de matière animale en voie de décomposition, telle que les dépouilles larvaires de *Leptura rubrotestacea*, *Xanthochroa carniolica*, *Rhyncolus strangulatus* et *Rhyncolus porcatus* et présenterait souvent dans son évolution « des retards quelquefois très longs et qui « seraient inexplicables si l'on ne savait que l'action de l'air extérieur, « l'humidité, la température de l'atmosphère, le soleil, les pluies, etc., « exercent une grande influence sur le développement de ces animaux « et favorisent leurs métamorphoses. C'est surtout à l'absence d'humidité, « si je dois en croire mon expérience, que sont dus ces retards... » F.-C. WILLCOCKS⁽²⁾ en Egypte l'a observé se nourrissant de grains conservés

(1) E. PERRIS. — Histoire des insectes du pin maritime : supplément aux Coléoptères et rectifications. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, t. II, 1862.

(2) F. C. WILLCOCKS. — The more important economic insects and mites of Egypt, 1922.

The insect and related pests of Egypt. Vol. II : Insects and mites feeding on grainaceous crops and products in the field, granary, and mill.

de blé, d'orge, de maïs, causant de ce fait des dégâts ; l'auteur estime que les jeunes larves ne peuvent attaquer les grains indemnes, mais qu'au contraire les larves plus âgées et les insectes parfaits ont cette faculté ; les larves, d'après WILLCOCKS, ne sont pas continuellement actives, mais traversent des périodes de repos, indépendantes de la température ; il y aurait une génération par an ou peut-être deux au maximum.

A Rabat, *T. versicolor* est devenu un hôte habituel de notre laboratoire depuis que nous l'y avons apporté avec des œufs de *L. dispar*. Les adultes sont nombreux en juin-juillet et montrent un chimiotropisme très net à l'égard de nombreuses substances organiques au début de la décomposition ; on les voit aussi s'attaquer à la matière vivante immobile, au pollen de certaines fleurs qui sont surtout des graminées (*Poa*, *Lolium*, *Hordeum*, etc.), parfois des Composées. C'est donc à l'état adulte une espèce très polyphage. La ponte est surtout effectuée au sein de la matière morte, cependant les femelles sont très attirées, non seulement par les œufs morts, mais aussi par les œufs vivants de *L. dispar* : elles déposent leurs œufs dans le lacs spongieux de ces pontes. L'éclosion se produit au bout de huit à quatorze jours et les jeunes larves nées dans les pontes de *dispar* subissent de suite un déchet considérable, car la faiblesse de leurs organes buccaux ne leur permet pas d'attaquer des coques coriaces ; elles meurent lorsqu'elles ne trouvent pas des œufs morts ouverts ou des cadavres d'animaux tels que par exemple certains Acariens assez communs dans cet habitat ; celles qui subsistent en l'absence de ces conditions ne le peuvent qu'aux dépens des cadavres de leurs congénères. Normalement l'évolution des larves de *Trogoderma* se poursuit lentement et avec difficulté dans les pontes où elles trouvent des œufs morts et ouverts, et où elles rongent aussi la couverture pileuse ; ce faisant elles pratiquent dans la masse d'abord homogène de longues galeries sinueuses et irrégulières sans jamais revenir à la surface.

Tant que la nourriture est parcimonieuse et difficilement accessible, l'insecte vit en état d'activité à peu près continue jusqu'au dernier stade larvaire ; il est alors capable de percer des trous avec ses mandibules dans les œufs vivants et y pénètre pour se nourrir (1). Si la quantité de matières nutritives est à peu près illimitée et facile d'accès, les larves ont un développement beaucoup plus irrégulier assez curieux : à un moment donné, très divers selon les individus, nullement lié à la saison ni à un stade de croissance déterminé, elles s'immobilisent (tel est peut-être le phénomène observé par WILLCOCKS, qui pourrait correspondre aussi aux retards de développement notés par PERRIS) et traversent des périodes de vie ralentie sans alimentation, qui peuvent durer jusqu'à trois mois environ ; c'est parfois à l'état nymphal seulement que se pro-

(1) Le même fait a été sommairement noté par HOWARD et FISKE pour *Anthrenus varius* F. et *Trogodemna torsale* Melsh.

duit cette cessation d'activité prolongée, auquel cas la durée de ce stade peut atteindre près de deux mois, tandis qu'elle n'est à l'habitude que d'environ trois semaines. (Les larves immobilisées peuvent être attaquées et dévorées par leurs congénères : c'est là, si l'on veut, un cas d'hyperprédalisme). En général l'évolution larvaire dure jusqu'au milieu du printemps, les adultes vivant à partir de juin pendant un à deux mois et plus ; il n'y a qu'une génération par an. Cependant il y a des exceptions et on peut trouver des adultes, plus rares, en toutes saisons.

Une étude biologique détaillée de *Trogoderma versicolor* serait intéressante et de nature à apporter la lumière sur quelques faits curieux ; nous n'en avons tracé ici que l'ébauche.

Quoiqu'il en soit, à l'égard de *Lymantria dispar*, le rôle de cet insecte est maintenant bien défini. Sans qu'il soit utile d'insister sur nos expériences de laboratoire ou nos observations dans la nature (1), *T. versicolor* est avant tout un commensal des pontes où il attaque la matière animale morte. Abondant surtout lorsque ces pontes contiennent beaucoup d'œufs morts, il exerce une importante action mécanique de dislocation et d'éparpillement par suite de laquelle il détruit indirectement un grand nombre d'individus vivants. Moins abondant dans les pontes plus saines, il attaque à l'occasion l'œuf intact lorsque son état de développement est assez avancé ; il est donc aussi prédateur occasionnel de *L. dispar*.

Anthrenus verbasci L., autre Dermestide, est moins commun dans les pontes de *dispar* ; cette espèce est uniquement saprophage à notre connaissance ; les femelles pondent au sein des matières animales en voie de décomposition telles que des chrysalides ou des œufs de *L. dispar*, lorsqu'une forte proportion en est morte, telles aussi que toutes sortes d'insectes dans les collections. Il coexiste souvent avec *T. versicolor* dans les pontes de *dispar* ; les larves, fortement lucifuges, creusent aussi des galeries qui contribuent à la dislocation.

Une autre espèce de Dermestide, plus rare et que nous n'avons pu identifier, se comporte à peu près comme *A. verbasci*.

Tenebroides maroccanus Reitt. La biologie de ce Temnochilide est restée jusqu'ici à peu près inconnue : nous n'avons trouvé à son sujet que quelques lignes de PEYERIMHOFF (2) « espèce strictement corticiCole » et assez commune, surtout sous les écorces de *Quercus*, *Q. ilex*, *Q. suber*, « *Q. Mirbecki*, aussi sur *Ceratonia siliqua* et *Cerasus avium* », mais *T. maroccanus* Reitt est une espèce très rapprochée de *T. mauritanicus*

(1) Partiellement exposées dans notre article cité plus haut des Annales des Epiphyties.

(2) P. DE PEYERIMHOFF. — Notes sur la biologie de quelques Coléoptères phytophages du Nord-Africain (3^e série). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 1912.

L. plus connu ; morphologiquement le seul caractère distinctif important est celui des antennes dont les articles s'élargissent assez progressivement vers l'apex chez *mauritanicus*, tandis que chez *maroccanus* les trois derniers articles seuls sont bien dilatés et bien séparés les uns des autres. S. DE MARSEUL (1) a bien établi cette différence.

Biologiquement il ne semble pas à REITTER (2) que les deux insectes puissent être non plus fort éloignés, car cet auteur donne des caractères biologiques pour le genre entier : « la larve vit d'insectes phytophages » sous les écorces ou dans les conserves de grains où elle trouve des larves « de *Sitodrepa* et *Calandra* ». Ce n'est là cependant qu'une approximation vague, uniquement basée sur les observations d'autres auteurs relatives au cosmopolite *T. mauritanicus*. Or, sur cette dernière espèce, les indications données sont assez contradictoires en apparence. D'après LACORDAIRE (3) « la larve n'est que trop connue dans le Midi par les « dégâts qu'elle fait dans les magasins et les greniers où l'on conserve « le blé... la larve exerce ses ravages principalement à la fin de l'hiver, « époque où elle est arrivée à toute sa grandeur ; peu de temps après, « elle quitte les tas de blé dans lesquels elle a vécu, se réfugie dans les « fentes, les trous des greniers, et y subit ses métamorphoses. Selon « OLIVIER, l'insecte parfait ne serait pas granivore ; on le voit, il est vrai, « courir à la surface du blé, mais à la poursuite des teignes dont il fait « sa nourriture. » PERRIS (4) estime que la larve n'est pas nuisible au blé, mais qu'elle y est attirée par les chenilles de Teignes et d'Alucites ou les larves de *Sitophilus*, de sorte qu'au lieu d'être nuisible elle serait utile... ; sous les écorces elle fait la chasse aux lignivores, ou se nourrit de leurs déjections et de leurs dépouilles. XAMBEU (5) a vu la larve se nourrir de celles de *Callidium* dans les tiges de *Juniperus communis* ; celle-ci poursuivrait ses proies dans les galeries, et une fois arrivée au terme du développement, « prend position dans la dernière des loges « dont l'habitant a servi à la nourrir, et là, après un repos de quelques « jours, elle revêt cette forme plastique qui constitue déjà le cachet de « ce que sera le futur insecte à l'âge adulte ». L'auteur nous dit encore que « la phase nymphale est de courte durée, l'adulte est long à revêtir sa « dernière livrée ; de rougeâtre qu'il était à sa naissance, sa robe ne prend « sa couleur noire qu'au bout d'une quinzaine de jours ; c'est de fin juil- « let à mi-août qu'il apparaît » et reproduit les indications d'ERICHSON

(1) S. DE MARSEUL. — *L'Abeille*, t. XXIII, 1885, 4^e série, T. V.

(2) E. REITTER. — *Fauna germanica. Die Käfer des deutschen Reiches*. III, Band, p. 7.

(3) LACORDAIRE. — *Gen. Col.* II, 1854, p. 337.

(4) E. PERRIS. — *Larves de Coléoptères. Hist. Nat. des Col. de France*, par E. Mulsant, 1878, pp. 50-51.

(5) Capitaine XAMBEU. — *Mœurs et métamorphoses des insectes. Ann. Soc. Linn. Lyon*, 1892, t. XXXIX, pp. 155-7.

d'après lesquelles l'insecte serait un auxiliaire précieux par suite de la guerre acharnée qu'il livre aux larves et aux chenilles nuisibles à nos céréales. WILLCOCKS (1) a signalé les larves consommant le maïs conservé, déjà endommagé par d'autres insectes, et s'attaquant aux parties les plus tendres des grains de blé; le développement est lent, une génération par an, mais l'auteur soupçonne que dans des conditions favorables il peut être plus rapide et que ses dégâts doivent être surveillés. Une étude assez complète et détaillée a été faite récemment en Amérique par BACK et COTTON (2); ces auteurs accordent à la larve un régime exclusivement phytophage (celle-ci tuerait souvent des larves d'insectes, mais ne s'en nourrirait pas), mais admettent que l'adulte est à la fois phytophage et carnivore (dévorant à l'occasion des larves de *Piophilha casei* L., *Tribolium* sp., etc.); d'importants élevages leur ont permis en outre de reconnaître de grandes variations dans la durée du cycle de l'animal (un peu plus de trois mois à plus de deux années) ainsi que l'existence d'une période hivernale de vie ralentie se produisant soit à l'état larvaire, soit à l'état d'adulte. Depuis LACORDAIRE jusqu'à nos jours, ont donc subsisté des contradictions sur le régime alimentaire de *T. mauritanicus*, les auteurs ayant en général adopté pour vérité unique l'interprétation exclusive de leurs observations personnelles.

Nous avons observé dans la nature et en élevage *T. maroccanus*; nous avons eu aussi en élevage, en automne 1929, des adultes et larves de *T. mauritanicus* provenant de l'Afrique Occidentale Française et de l'Extrême Orient. Si les deux espèces ne doivent être réunies en une seule, ce que nous ne saurions décider sans appel, du moins avons-nous obtenu de l'une et l'autre des indications biologiques très analogues montrant, notamment, que PERRIS et XAMBEU n'ont pas eu tort d'admettre les larves pour prédatrices, malgré les expériences négatives récentes de BACK et COTTON. Pour notre part, nous croyons devoir envisager la variabilité du régime alimentaire pour *mauritanicus* comme pour *maroccanus*; en outre *T. maroccanus* joue un rôle des plus importants dans le complexe biologique de *L. dispar*.

Nous avons pu nourrir pendant plus d'un mois les larves de *T. mauritanicus* en chambre chauffée avec des œufs de *L. dispar* et aussi avec des grains de blé, de même que celles de *T. maroccanus*; dans notre élevage, de jeunes chenilles de *Plodia interpunctella* Hbn ont aussi été attaquées, luées, et quelques-unes partiellement dévorées.

Tenebroides maroccanus paraît être monocyclique sur le chêne liège des environs de Rabat: le fait que l'on peut trouver simultanément en été et au début de l'automne des larves d'âges très divers s'explique bien en effet par la durée de vie des insectes parfaits et l'échelonnement

(1) WILLCOCKS, *op. cit.*

(2) E.-A. BACK et R. T. COTTON. — The Cadelle. *U. S. Dep. of Agr. Bull.*, n° 1428.

des pontes ; faute d'avoir pu obtenir jusqu'ici dans nos élevages le cycle complet, compte tenu également des grandes variations de longévité notées par BACK et COTTON pour *T. mauritanicus*, nous ne trancherons pas cependant la question. Nous avons trouvé les adultes actifs pendant les mois de juillet, d'août, de septembre et au début d'octobre dans le liège des chênes des forêts de la Mamora et des Zaers : chaque insecte creuse au moyen de ses fortes mandibules une galerie plus ou moins sinueuse, à peine plus large que le corps, dans laquelle il semble ne jamais progresser que la tête en avant ; les parties ligneuses dures ne sont pas attaquées, et l'itinéraire suivi emprunte plutôt les lignes de fissilités ou de moindre résistance, jalonnées par des cavités dans lesquelles s'accumulent les déblais, souvent à la limite profonde de l'écorce. Les fragments de liège ne sont jamais avalés, mais déposés par les mandibules sur le côté, puis repoussés vers l'arrière au moyen des pattes. Parfois l'insecte s'immobilise dans les cavités de l'écorce traversées par la galerie ; c'est là qu'il peut trouver quelque nourriture : nous l'avons observé une fois dans cette situation avec une chenille d'*Apteron*a à moitié dévorée. Nous ne l'avons jamais vu à la surface de l'arbre, cependant il ne présente pas une réaction lucifuge bien sensible, car en élevage il creuse souvent des galeries dans les bouchons des tubes de verre à la limite du verre, en pleine lumière. Nous avons pu garder vivants des adultes jusqu'à deux mois et quelques jours, mais nous n'avons jamais pu observer d'accouplements ni de pontes.

Les larves ont une vie analogue à celle des adultes ; entre les mois d'août et d'octobre on les rencontre dans des galeries creusées dans le liège ; comme les imagos, elles progressent en détachant des fragments au moyen des mandibules, les déblais étant repoussés d'abord avec les pattes mais surtout par les mouvements de reptation du corps qui tendent constamment à faire avancer l'animal en glissant d'avant en arrière contre les parois de la galerie ; elles ne sont pas plus lucifuges, de sorte qu'il est facile de les observer sous la loupe binoculaire, creusant les bouchons contre les parois de verre des tubes. Toutefois le forage des galeries n'occupe les larves de tous âges que par intermittence ; nous les trouvons plus généralement dans les pontes de *L. dispar* où celles qui ont atteint la longueur de 7 mm au moins (et les plus jeunes peut-être aussi) se nourrissent des œufs du Lépidoptère dont elles percent la coque externe avec leurs mandibules. Il est curieux de constater qu'en se nourrissant ainsi elles vont presque toujours de l'avant, et traversent les œufs ; celles qui sont jeunes conservent souvent autour de leur corps pendant un temps une à deux coques vides enfilées comme en chapelet. Les larves de *T. maroccanus* ne sont certes pas prédatrices spécifiques de *L. dispar*, mais sont bien au contraire polyphages : nous avons pu les nourrir avec des grains de blé dont elles attaquent d'abord les parties tendres. Dans les pontes de *dispar*, elles commettent des dégâts considé-

rables ; mangeant quelques œufs, elles disloquent la masse entière qui tombe en lambeaux ; à cela une seule larve dans une ponte suffit ; mais au hasard on peut en trouver plusieurs dans une même ponte ; d'autre part, une même larve peut attaquer plusieurs pontes successivement lorsqu'elles ne sont pas éloignées : cela semble alors résulter de circonstances favorables, selon le forage des galeries, et les liaisons des cavités de l'écorce dans lesquelles elles s'insinuent en les agrandissant si elles sont insuffisantes.

Les larves adultes quittent les pontes de *dispar* en août, septembre et octobre, en s'enfonçant dans l'écorce ; après un trajet qui peut être très court, un à deux centimètres, elles creusent une loge d'environ $1,5 \times 0,5 \times 0,5$ cm. dans laquelle elles demeurent jusqu'à l'année suivante. Au bout d'une vingtaine de jours la transformation en nymphe est effectuée, et la durée du stade nymphal est de 30 à 70 jours ; mais l'adulte demeure en état de vie ralentie pendant la saison froide ; en août et début de septembre, nous avons encore trouvé des imagos dans des loges semblables à celles faites par les larves adultes. Il ne semble pas qu'une génération hivernale puisse exister, car c'est toujours en été que nous avons rencontré les insectes actifs soit à l'état adulte, soit à l'état larvaire.

En somme, quoique insecte polyphage, *T. maroccanus* est un élément important du complexe de *L. dispar* au Maroc : l'espèce, peu différente morphologiquement de *T. mauritanicus*, a aussi une manière de vivre analogue : l'une et l'autre espèces peuvent s'attaquer à des grains, tout en se nourrissant à l'occasion d'insectes inertes ou actifs à divers stades de développement. Le rôle limitatif exercé par *T. maroccanus* est au moins égal à celui de *Trogoderma versicolor*, rôle supérieur à ceux des parasites et prédateurs des chenilles et chrysalides.

***Tinea fuscipunctella* Hawarth.** — Nous avons trouvé en février et mars, parfois en assez grande abondance, les chenilles disloquant les pontes de *L. dispar* ; dans ce milieu elles se nourrissent de déchets organiques, œufs morts ouverts, dépouilles de larves de Coléoptères ; elles creusent aussi des galeries dans le liège. Des éclosions d'insectes adultes ont été obtenues en mars.

c) Parasitisme et prédatisation. — Nous avons trouvé au milieu des pontes de *L. dispar*, récoltées par un garde forestier en décembre 1926, quelques parasites hyménoptères adultes qui ont été étudiés par Ch. FERRIERE (1). Un certain nombre appartenaient à l'espèce *Teleonomus phalaenarum* Nees. ; le rapport de parasitisme ne laisse ici aucune

(1) Ch. FERRIERE. — Les parasites et hyperparasites de *Lymantria dispar* au Maroc. *Ann. Epiph.*, 1927, n° 3, mai-juin.

place au doute, M. FERRIÈRE ayant reçu d'Algérie ce même Télénomide issu d'œufs de *L. dispar*. Le même lot contenait aussi une femelle de *Schedius Masii* Merset, dont l'origine demeure obscure, car nous ne savons si elle était éclos d'un œuf de *dispar* et n'avons jamais trouvé de *Schedius* en Mamora que dans les zones des lâchers de *S. Kuwanae*. Quoi qu'il en soit, cette espèce et la précédente ne peuvent avoir joué de 1925 à 1929 qu'un rôle insignifiant dans la limitation de *dispar*.

Nous avons par ailleurs acclimaté en Mamora et dans la forêt des Zaers le *Schedius Kuwanae* Howard; cette espèce est bien établie en 1929, comme nous l'avons exposé ailleurs (1), mais n'a joué encore aucun rôle limitatif important.

Le prédatisme s'exerce sur les œufs par suite de l'action occasionnelle de *Trogoderma versicolor* et de *Tenebroides maroccanus*, comme nous l'avons vu plus haut; nous avons également signalé, d'après THÉRY et NEMETH (2), le rôle d'un oiseau, *Parus coeruleus ullramarinus* Ep.

Au total, les parasites sont négligeables quant aux résultats, comparés aux nécrophages commensaux et aux prédateurs polyphages comme *Tenebroides maroccanus* et *Trogoderma versicolor*.

II. — MORTALITÉ DES CHENILLES DE *L. DISPAR*. — Les causes jusqu'ici reconnues de la mortalité des chenilles sont encore beaucoup plus nombreuses que celles de la mortalité des œufs. Elles peuvent toutes être classées dans les catégories suivantes : famine, maladies, parasitisme, prédatisme. Les conditions dans lesquelles sévissent la famine et les maladies n'ont pas été étudiées à notre connaissance, par contre HOWARD et FISKE (3) ont fait une excellente étude générale des prédateurs et parasites de *L. dispar*, qui a été ensuite complétée par les travaux de plusieurs autres entomologistes du Gipsy Moth Laboratory. Nous exposons ici quelques remarques sur la famine et sur l'action des parasites et prédateurs au Maroc.

A) *Famine*. — La mort par la famine peut atteindre les individus dans diverses circonstances :

a) Disjonction dans le temps entre le cycle de *L. dispar* et celui du chêne-liège. — On sait que le chêne-liège de l'Afrique du Nord est un arbre à feuilles persistantes; cependant chaque année il est une époque pendant laquelle il se produit une poussée de feuillage nouveau; au printemps il y a abondance de feuilles tendres,

(1) J. DE LEPINEY. — Les insectes nuisibles du chêne-liège dans les forêts du Maroc (2^e étude). *Ann. Epiph.*, 1928, n^o 4.

(2) Communication personnelle.

(3) L.-O. HOWARD and W. F. FISKE. — The importation into the United States of the parasites of the gipsy moth and the brown tail moth, 1911.

landis qu'en été, en automne et en hiver, les jeunes feuilles sont tout à fait rares. En règle générale, les chenilles éclosent au moment où l'arbre commence à pousser ses feuilles ; sans doute n'y a-t-il pas là simple coïncidence, et les causes qui déterminent l'éclosion des chenilles sont-elles à peu près les mêmes que celles entraînant la poussée de l'arbre ; elles ne sont pourtant pas tout à fait identiques : les deux phénomènes embrassent l'un et l'autre une période d'un mois environ et ne coïncident qu'en partie. Lorsque le cycle du chêne-liège se trouve avancé, il n'en résulte pas d'inconvénients pour *L. dispar*, la nourriture offerte demeurant longtemps assez tendre pour être attaquée ; mais il n'en va pas de même dans le cas contraire. On peut estimer qu'en 1928, 50% des jeunes chenilles sont mortes de faim faute d'avoir eu à leur disposition une nourriture convenable. Mais il est remarquable de constater qu'un tel asynchronisme n'a eu qu'un caractère purement local, se présentant par taches dans des conditions telles qu'il nous a été impossible de trouver une relation quelconque avec des éléments climatologiques ou pédologiques.

Le fait même d'un asynchronisme analogue à celui que nous venons de citer paraît n'avoir été reconnu que fort rarement ; cependant P. MARCHAL (1) en a signalé la probabilité entre le poirier et un de ses parasites spécifiques, *Diplosis pirivora* Riley : les Cécidomyes, écloses précocement en juillet par suite de forte humidité, mouraient sans pouvoir laisser de descendance. De même BERLESE l'a supposé pour les *Dacus oleae* éclos en février ; mais ce dernier cas ne serait pas exact d'après POUTIERS et TURINETTI (2), les *Dacus* étant capables de vivre à l'état adulte de janvier à juin avant l'apparition des olives.

b) Défoliation totale des arbres. — Ainsi qu'en font foi les cartes dressées sur notre demande par la Direction des Eaux et Forêts du Maroc, on observe chaque année en Mamora la défoliation totale des arbres par taches plus ou moins étendues sur des surfaces considérables, par exemple 36.000 hectares en 1926. Ce stade de défoliation totale par les chenilles peut se produire, selon leur densité, bien avant que celles-ci aient atteint le stade de chrysalide ; certains individus affamés se nymphosent précocement, mais la plupart meurent.

c) Imperfection de l'entraînement de *L. dispar* vers la substance nutritive. — Réactions nuisibles. — Les femelles de *Lymantria dispar* ne pondent pas là où les jeunes chenilles trouveront au printemps une nourriture favorable, ce qui n'est d'ailleurs

(1) P. MARCHAL. — La cécidomye des poires, *Diplosis (Contarinia) pirivora* Riley. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 1907, pp. 14-15.

(2) R. POUTIERS et L. TURINETTI. — Observations biologiques sur la mouche des olives et ses parasites dans la région de Menton. *Ann. Epiph.*, VII, p. 392.

pas possible, puisque les feuilles poussent ultérieurement. La ponte correspond à des nécessités immédiates et son emplacement est entièrement guidé par des facteurs mécaniques. Les femelles s'accrochent aux substrats où leurs griffes peuvent s'enfoncer et où elles peuvent se soutenir en battant des ailes. Le vent les entraîne surtout d'un côté du tronc et des branches ; elles se fixent au mieux sur les parties surplombantes où elles sont fécondées et pondent. Beaucoup sont arrachées des arbres par le vent ; incapables de voler, elles pondent alors à terre. Enfin il faut dire que les femelles s'écartent peu du lieu de leur éclosion ; celles qui sont nées sur des *Pinus halepensis*, sur des poteaux télégraphiques ou sur les murs des maisons forestières, y restent pour pondre.

Il résulte de cela que les jeunes chenilles doivent d'abord atteindre le substrat nourricier, mais cette première prise de contact ne peut résulter que d'un enchaînement assez précaire de circonstances. Nous avons vu en effet que les chenilles ne sont pas directement attirées à distance par la substance nourricière, au moins lorsqu'il s'agit des espèces végétales de la Mamora : leur affinité pour les feuilles des arbres ne se révèle qu'au contact même. L'entraînement vers la substance nutritive est très indirect, étant le résultat du phototropisme, du géotropisme négatif et de l'attraction visuelle exercée par les objets dressés ; il est donc de ce fait très imparfait et n'aboutit pas toujours à un résultat favorable. Sur le tronc d'un arbre bien garni de feuillage, voici quelques chenilles écloses depuis peu qui s'élèvent et vont vers la lumière ; au hasard des divisions des branches et rameaux, elles atteignent, non un rameau feuillu, mais un rameau mort : elles ne reviennent guère vers le bas que de quelques décimètres, ce qui est insuffisant à les amener à un autre rameau ; après des allées et venues, elles se laissent choir au bout d'un fil de soie, puis à terre ; les voilà bien près de leur perte. D'autres ont été détachées du tronc par le vent, et sont tombées au voisinage d'un buisson de *Cytisus* ; elles le rejoignent, l'escaladent, se perdent dans le dédale de rameaux et de feuillage inestimable ; elles n'ont guère de chances d'échapper à un tel piège. Lorsque les jeunes chenilles ont pu rejoindre des rameaux feuillus, elles sont à peu près sauvées pour un temps ; pendant plusieurs semaines, elles demeurent sur les feuilles ou à proximité immédiate ; mais alors elles commencent à réagir à l'action de l'arrivée du soleil levant, en quittant pendant le jour les zones nutritives pour s'établir en des « places de repos ». Réaction nullement utile, puisque les places de repos n'ont pas de caractères propres, puisque les migrations peuvent être supprimées en élevage, en plein soleil, sans qu'il en résulte d'inconvénients. Réaction nettement nuisible au contraire, puisqu'elle multiplie les chances de chutes, et même conduit un certain nombre d'individus à descendre jusqu'à terre et parfois à s'échapper de l'aire d'attraction visuelle favorable ; souvent la mort est la conséquence de la migration matinale.

Quant aux individus nés hors des arbres par suite du lieu de la ponte ou dispersés par le vent après le démantèlement dû aux saprophages et prédateurs, leurs chances de survie sont évidemment minimes. Il en est de même de ceux qui, entraînés par le vent ou par toute autre cause loin des arbres, ne peuvent y revenir.

B) *Maladies*. — La grasserie des chenilles est une maladie épidémique due à des micro-organismes endocellulaires, que nous avons déjà signalée après avoir soumis quelques individus à l'examen de M. A. PAILLOT. Nous l'avons observée chaque année, mais chaque fois sur des aires restreintes.

C) *Parasitisme*. — Le nombre des espèces parasites des chenilles en *Mamora* paraît être peu élevé, mais deux d'entre elles jouent un rôle limitatif fort important : *Apanteles solitarius* Ratz. et *Meteorus pulchricornis* Wesm.

Apanteles solitarius Ratzeburg. — Ce Microgastéride est un parasite connu de *L. dispar* et autres Lépidoptères : il est déjà indiqué comme tel par MARSHALL (1) ; puis FORBUSH et FERNALD (2), HOWARD et FISKE (3), l'ont cité à côté d'*A. melanoscelus* Ratz., et MARCHAL (4) a répété les données des auteurs américains à ce sujet.

La question doit se poser de savoir si *A. melanoscelus* est une espèce différente d'*A. solitarius*. REINHARD (5) admettait la synonymie des *A. melanoscelus* obtenus de *Liparis salicis* par Ratzeburg avec *A. solitarius* ; il plaçait au contraire le type de *melanoscelus* Ratz. en synonymie avec *A. difficilis* (Nees) Reinh. REINHARD a été suivi par DALLA TORRE (6). MARSHALL a séparé avec raison *difficilis* et *solitarius* qui sont morphologiquement et biologiquement fort distincts, de sorte que cette dernière synonymie n'est plus du tout admise. Entre *solitarius* et *melanoscelus*, les différences sont moins certaines ; elles ont néanmoins été concrétisées par CROSSMAN (7), qui indique les suivantes : chez *A. solitarius*, les antennes sont d'un brun testacé à la base, les pattes, sauf les coxae et trochanters, sont pratiquement testacées ; les trois premiers tergites abdominaux sont plus grossièrement rugueux, la rugosité du

(1) T.-A. MARSHALL. — Les Braconides, in *Species des Hyménoptères* d'E. André.

(2) FORBUSH et FERNALD, *op. cit.*

(3) HOWARD et FISKE, *op. cit.*

(4) P. MARCHAL. — Les sciences biologiques appliquées à l'Agriculture. *Ann. Epiph.*, t. III.

(5) H. REINHARD. — Beiträgen zur Kenntniss einiger Braconiden Gattungen *Deutsche Ent. Zeit.*, 1880.

(6) C.-G. DE DALLA TORRE. — Catalogus Hymenopterorum, Braconidae.

(7) S.-S. CROSSMAN. — *Apanteles melanoscelus*, an imported parasite of the gipsy moth. *U. S. Dep. of Agr. Bull.*, n° 1028.

troisième tergite s'étendant bien en arrière au milieu jusqu'à la marge postérieure; l'étroite membrane latérale du quart apical du premier tergite abdominal est testacée. Chez *A. melanoscelus*, tous les coxae et trochanters sont noirs, sauf parfois l'apex des trochanters; la base des fémurs antérieurs généralement, la moitié basale des fémurs moyens et la plus grande partie des fémurs postérieurs sont noirs ou presque noirs; le quart apical des tibias postérieurs et les tarses postérieurs sont foncés; les trois premiers tergites abdominaux sont moins rugueux, la rugosité du troisième tergite étant généralement limitée à l'extrême base; la membrane latérale du quart apical du premier tergite est noire. L'auteur admet que les deux espèces sont très voisines et devront peut-être malgré ces différences être confondues.

Nous avons obtenu un abondant matériel d'*Apanteles solitarius* en Mamora; quelques exemplaires ont été envoyés à M. FERRIÈRE qui nous les a obligeamment déterminés (1), par ailleurs nous avons examiné la morphologie et la biologie de nos insectes sur de nombreux individus.

En comparaison avec la diagnose indiquée par CROSSMAN, nos individus présentaient les caractères morphologiques suivants: antennes presque toujours complètement noires, très exceptionnellement brunes à la base; pattes testacées, sauf: parfois la base des coxae, et l'extrémité du dernier article tarsal des pattes antérieures, noirs; souvent la base des coxae, noire, et les tarses, foncés, des pattes moyennes; toujours les coxae noirs (sauf parfois à l'apex) souvent aussi le premier article du trochanter, presque toujours l'apex du trochanter, des fémurs, des tibias, du premier article tarsal et la totalité des quatre derniers articles des tarses, pour les pattes postérieures. Les deux premiers tergites abdominaux assez fortement rugueux; pour le troisième tergite, les rugosités sont moins notables et n'atteignent souvent pas le bord postérieur. La marge postérieure du quart apical du premier tergite abdominal noire, exceptionnellement un peu pâle. En outre une différence non signalée par CROSSMAN: les tegulae sont testacés ou peu rembrunis, contrairement au caractère noir indiqué par cet auteur pour *melanoscelus*.

En somme, nos individus ne peuvent pas être classés exactement dans l'un des cadres tracés par CROSSMAN: certains caractères diffèrent, d'autres sont inconstants ou font transition. Ces caractères étant d'ailleurs fort minimes, nous nous croyons autorisés à admettre la synonymie d'*A. solitarius* et *A. melanoscelus* en attribuant à l'espèce un peu plus de variabilité morphologique que ne l'a fait CROSSMAN. L'étude biologique en Mamora appuie ce point de vue.

Biologie. — Guidé par l'excellent travail de CROSSMAN, nous n'avons pas eu de peine à aborder la biologie d'*A. solitarius* en Mamora;

(1) Ch. FERRIÈRE, *op. cit.*

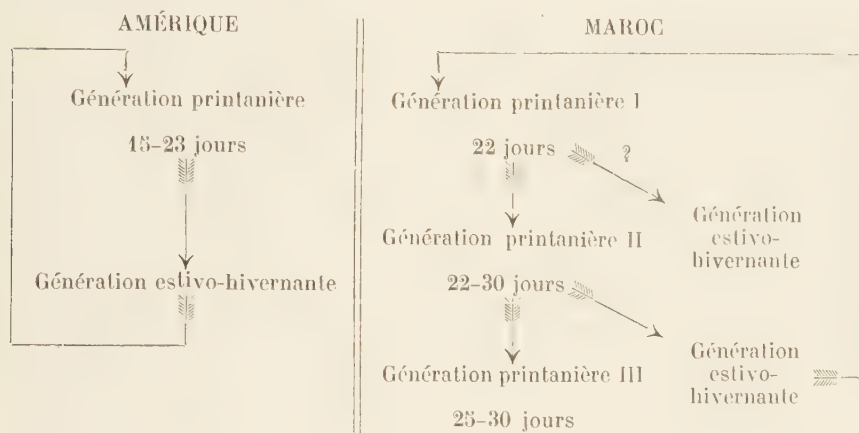
il est inutile de la retracer ici, mais quelques divergences et faits nouveaux méritent d'être signalés. L'évolution est différente : en Amérique le cycle général de l'insecte, d'après CROSSMAN, est le suivant : pendant la période de non-existence des chenilles, du début de l'été au début du printemps, l'hyménoptère subit une phase de vie ralentie, à l'état larvaire du troisième stade, dans un cocon jaune soufre fixé sur les arbres ou en d'autres lieux. L'éclosion des adultes de cette génération coïncide avec l'apparition des jeunes chenilles. Les pontes sont surtout effectuées dans les chenilles des stades I et II, mais aussi dans celles du stade III lorsqu'il en existe. La génération « printanière » issue de ces pontes évolue en 15 à 23 jours, (chiffres obtenus en totalisant ceux donnés pour chaque stade par CROSSMAN), ces délais comprenant la durée minimum de vie libre des femelles avant la ponte : elles pondent surtout dans les chenilles du stade III, mais aussi dans celles du stade IV, alors que les chenilles plus âgées sont protégées par la longueur de leurs poils. Elle engendre la génération « estivale » qui évolue jusqu'à formation du cocon en 18 à 22 jours, mais subit un arrêt d'évolution jusqu'au printemps suivant.

Nos résultats au Maroc semblent à première vue assez différents, voire même difficiles à concilier avec ceux de CROSSMAN. Le cycle présente quelques particularités importantes.

Nous n'avons jamais assisté à l'éclosion des cocons hivernants : ceux que nous avons récoltés en 1927 nous ont toujours donné dans le courant de l'été des hyménoptères parasites d'*A. solitarius* ; mais nous avons eu la chance de trouver le 8 mars 1928 une femelle pondant dans une chenille du stade I, alors que chenilles et *Apanteles* étaient encore peu nombreux. Ayant élevé la chenille, nous avons obtenu le cocon de l'hyménoptère le 19 mars et une femelle adulte le 27 mars. Le 1^{er} avril, l'insecte nous a échappé après avoir pondu un œuf parthénogénétique dans une chenille du stade III. Cet œuf de deuxième génération printanière n'a pas donné une larve hivernante, mais un mâle adulte le 20 avril. A cette époque existaient de nombreux adultes ; le mâle ayant été placé en cage avec une dizaine de femelles, nous avons assisté à un accouplement ; n'ayant pu isoler ainsi la femelle fécondée, nous avons mis tout le lot d'hyménoptères en présence de chenilles des stades III et IV, peut-être V, et nous avons eu une troisième génération printanière (il est en effet bien probable que les femelles ayant donné naissance à cette dernière génération appartenaient comme le mâle à la deuxième génération printanière et non à la première, selon les indications fournies par les observations générales en forêt et par les élevages en laboratoire) dont les adultes sont tous éclos entre le 17 et le 21 mai. A ce moment, il n'a plus été possible de mettre les *Apanteles* en présence de chenilles assez jeunes pour que des pontes y soient déposées. L'année précédente, nous avions déjà obtenu deux générations printanières successives, comme nous l'avons dit dans notre article des Annales des Epiphyties.

Quant à la génération hivnante à évolution ralentie, elle existe bien certainement au Maroc, mais en 1928 comme en 1927, nous n'en avons obtenu que des parasites : une récolte de 46 cocons non ouverts au début de juin a donné fin juin 74 parasites d'*A. solitarius* ; nous ne pouvons donc préciser l'origine de cette génération hivnante : elle est certainement en partie collatérale de la troisième génération printanière, mais peut-être aussi de la seconde.

Entre le cycle général d'*A. solitarius* au Maroc et celui de l'insecte acclimaté aux Etats-Unis et étudié par CROSSMAN apparaissent donc des divergences qui peuvent être ainsi schématisées :



Il ne serait pas surprenant de constater, pour une même espèce, une simple différence du nombre des générations entre deux pays différents : c'est un fait banal que beaucoup d'espèces ont des générations supplémentaires dans les parties de leur habitat les plus rapprochées des tropiques. Ici cependant les différences sont un peu plus considérables : bien que le nombre des générations soit plus élevé au Maroc qu'aux Etats-Unis, les générations printanières marocaines ont une évolution plus lente que celles des Etats-Unis. A défaut d'éléments de comparaison précis, les considérations suivantes nous conduisent pourtant à ne pas accorder une grande importance à ces divergences :

1^o La diapause de beaucoup d'espèces connues pour avoir un nombre de générations variable selon le climat n'intervient pas au bout d'un nombre de générations donné ; elle intervient ici sur une génération, là sur une autre génération ; fait banal avons-nous dit. *A. solitarius* ne serait nullement une exception.

2^o L'existence de la troisième génération printanière en Mamora n'est certainement pas la règle, car elle est subordonnée à l'échelonne-

ment de l'éclosion de *L. dispar* sur une période de près de deux mois, ce qui est une limite pas toujours atteinte ; plus généralement cette génération (qui n'a pas de descendance possible et n'intervient donc pas dans le cycle général) doit être supprimée. D'autre part si CROSSMAN a reconnu au moyen de ses élevages l'habituelle succession de deux générations seulement, rien ne prouve qu'une génération supplémentaire ne puisse exister, au moins accidentellement, aux Etats-Unis.

3° Si la vitesse de l'évolution des générations d'une espèce dépend en général de la température lorsque les conditions de nutrition sont invariables, et si, d'habitude aussi, l'évolution est d'autant plus rapide que la température est forte, il n'est pas certain qu'il en soit ainsi chez *A. solitarius* : il se peut que cette espèce présente une vitesse de développement maximum correspondant à un optimum de température inférieur aux moyennes printanières marocaines.

En définitive *A. melanoscelus* Ratz, défini par CROSSMAN et *A. solitarius* Ratz, déterminé par FERRIÈRE sont liés presque indistinctement au point de vue morphologique ; biologiquement leurs réactions semblent être tout à fait les mêmes, et les divergences d'évolution de l'un à l'autre peuvent s'expliquer par celles des facteurs locaux. Même si quelques réelles, mais, minimales différences se sont fixées héréditairement sur l'un et l'autre groupe, nous ne voyons aucun avantage à les séparer spécifiquement ; notre avis est donc de rayer *A. melanoscelus* de la nomenclature pour conserver uniquement le nom d'*A. solitarius* qui a la priorité.

A l'égard de *Lymantria dispar*, nous avons déjà indiqué ailleurs le rôle limitatif joué par *A. solitarius* : au maximum la première génération printanière peut tuer environ 25 % des jeunes chenilles alors écloses, qui sont à peu près toutes vulnérables et peuvent représenter environ 6,25 % du total de l'année, si l'on admet que les trois quarts des individus de *L. dispar* sont encore à ce moment à l'état d'œufs ; la seconde génération printanière peut donner un parasitisme presque total des individus des deux ou trois autres quarts restants, la génération suivante étant subordonnée à ce qui reste d'individus attaquables à l'époque, c'est-à-dire au dernier quart ou partie de ce quart, s'il n'a pas déjà été entièrement supprimé par la génération précédente. Dans cette approximation trop schématique et grossière, il resterait encore 18,75 % des chenilles écloses dans l'année. Cependant au point de vue pratique ce parasitisme voisin de 80 % n'est pas à envisager, car il ne représente qu'un avantage local maximum compté dans des conditions favorables ; pour l'ensemble de la forêt de la Mamora envisagé entre 1926 et 1929, un parasitisme annuel moyen de 15 à 20 % nous paraît probable.

Parmi les causes de limitation d'*Apanteles solitarius*, notons les quatre espèces parasites suivantes que Ch. FERRIÈRE a bien voulu nous déterminer : *Hemiteles areolar* Grav. et *Pezomachus nigrilus* Forst. (Ichneumo-

nidae); *Dibrachys Boucheanus* Ratz. et *Habrocylus poecilopus* Crawl. (Chalcididae).

Meteorus pulchricornis Wesmael. — Nous n'avons fait aucune observation originale sur ce Braconide dont les femelles attaquent les chenilles de *L. dispar* à peu près à la manière d'*A. solitarius*, mais agissent plutôt sur les individus des stades III, IV, V, voire VI peut-être. *M. pulchricornis* est un peu moins développé que *A. solitarius* et peut donner un parasitisme moyen de 8% environ. Des cocons cireux de cet insecte, nous avons obtenu trois espèces parasites : *H. areator*, *P. nigrilus*, et *H. poecilopus*.

Sturmia inconspicua Meigen. — Ce Tachinide nous a d'abord été déterminé sous le nom de *Zygobothria gilva* Hartig par R.-T. WEBBER; mais cet entomologiste et le Dr J. VILLENEUVE admettent la synonymie de *gilva* avec *inconspicua*; par ailleurs *gilva* est synonyme ou simple variété de *Sturmia bimaculata* Hartig. L'insecte est connu depuis RATZEBURG comme parasite de *L. dispar*; HOWARD et FISKE (1) ont noté pour *gilva* une certaine polyphagie, aux dépens des hôtes suivants : *Porthetria dispar*, *Stauropus jagi*, *Lophyrus pini*, *L. pallidus*, *L. frutetorum*, *L. laricis*, *L. sertifer*; BAER (2), en joignant *bimaculata* à *gilva*, a ajouté à cette liste d'hôtes *Dendrolimus pini*, *Lymantria monacha*, *Panolis griseovariegata*, *Lophyrus similis*, *L. virens*, *L. socius*, *L. polytomus*.

Puis WEBBER (3) a établi le cycle de l'espèce dans les environs de Cracovie : les mouches adultes issues de larves hivernantes vivent du 10 mai au 10 juin environ et déposent leurs œufs soit sur les chenilles de *dispar*, soit sur les fausses chenilles de *Lophyrus pini*; la durée de l'évolution larvaire de cette seconde génération est courte, et au bout d'un mois, dont partie au stade de pupes dans la terre, apparaissent les adultes; ceux-ci pondent exclusivement sur les fausses chenilles de *Lophyrus*; les larves se développent un temps, puis hivernent dans les cocons des Tenthredinides; la vie active reprend vers le 1^{er} mai : sorties des cocons et transformations en pupes, d'où éclosent les aîlés au bout d'une dizaine de jours. Soit deux générations par an au total, l'une à évolution directe et rapide, l'autre prolongée par une longue diapause.

L'évolution au Maroc est fort différente; nous n'avons pu obtenir qu'un jalonnement incomplet du cycle : une génération est directe et rapide dans les chenilles âgées (stade IV, V, VI) de *L. dispar*; nous en avons récolté des pupes entre le 10 et le 28 mai; les larves sortant de l'hôte tombent sur le sol, s'enfoncent à 1 cm. de profondeur en terre et se transforment aussitôt en pupes qui laissent échapper les aîlés 9 à 16 jours

(1) HOWARD et FISKE, *op. cit.*

(2) W. BAER — Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten, 1921.

(3) R.-T. WEBBER. — Communication personnelle.

plus tard. Quelques-uns de ceux-ci, mis en cage avec des chenilles de *dispar*, ont vécu une dizaine de jours en se nourrissant d'eau et de miel, mais n'ont pas pondue. Plus tard, nous avons reconnu l'existence d'une seconde génération à développement direct, dont les larves parasitent les chenilles de *Taragama repanda* Hbn. (Lasiocampide polyphage que nous avons récolté au Maroc sur *Armeniaca vulgaris*, *Acacia dealbata*, *A. cyanophylla*, *Citrus* divers, *Cydonia*, *Eucalyptus*, *Faba vulgaris*, *Gossypium*, *Pelargonium*, *Persica vulgaris*, *Populus Hickeliana*, *Prunus domestica*, *Rhus coriaria*, *Schinus terebenthifolius*). Cette génération donne des pupes en terre du 10 au 20 octobre et des adultes 15 jours plus tard.

De toute évidence, il y a au moins trois générations par an, dont au minimum deux à développement rapide : *Lymantria dispar* est un hôte occasionnel, non nécessaire, car MIMÉUR a rapporté en octobre 1928 des environs de Beni Mellal, région où *dispar* n'existe pas, une certaine quantité de chenilles de *Taragama repanda* parasitées par *Sturmia inconspicua* ; l'hôte normal en automne est sans doute *T. repanda*, toujours fortement parasité ; cependant en Mamora ce Lasiocampide est fort rare, car il ne se nourrit ni du chêne-liège ni du *Pirus mamorensis*, et paraît cantonné aux clairières dans lesquelles on cultive les arbres fruitiers ou au voisinage des maisons forestières où sont plantés des *Acacia*, *Eucalyptus*, et *Schinus* ; il est à présumer que le Tachinide peut parasiter en automne d'autres espèces. Enfin le cycle annuel exige un troisième et peut-être un quatrième hôte, encore inconnus ; ces hôtes intermédiaires ne semblent pas appartenir au groupe des Tenthredinidae, peu représenté en Mamora et duquel nous n'avons pas obtenu de Diptères parasites.

Sturmia inconspicua n'est pas un important destructeur de *L. dispar* ; nous ne l'avons eu chaque année qu'en très faible quantité dans nos claies d'élevage du Lépidoptère.

D) *Prédatisation*. — Entre 1925 et 1929, le rôle des prédateurs de *L. dispar* en Mamora paraît avoir été très limité. Notre liste comprend un seul oiseau, *Fringilla coelebs* (1), ce qui tient à l'insuffisance des observations, mais aussi à ce que le prédatisation par les oiseaux est sans importance ; un seul insecte arboricole, *Calosoma sycophanta* L., toujours rare. (Cependant, avant 1925, M. DE LARCLAUZE (2) a trouvé une année cette espèce en grande abondance sur les chênes-liège de la Mamora). Par ailleurs, existent un certain nombre de prédateurs terrestres, occasionnels, que nous avons déjà cités ailleurs : *Scarites occidentalis* Bedel (Carabidae), *Pycnogaster Finoti* Bolivar (Phasgonuridae), *Epeira* sp. (Aranéide). Les fourmis sont fort abondantes en Mamora, surtout *Crematogaster scutellaris* Ol., mais ne dépècent en général que les cadavres des chenilles, exceptionnellement les individus vivants.

(1) D'après l'observation de A. THÉRY.

(2) Communication personnelle.

III. — MORTALITÉ DES CHRYSALIDES DE *L. DISPAR*. — Chaque année, dans les régions où a sévi la famine, meurent beaucoup de chrysalides de *L. dispar*. Nous avons trouvé en outre deux parasites : *Pimpla instigator* F., très rare, et *Chalcis intermedia* Nees, commun.

Le rôle de *Chalcis intermedia* s'est montré primordial dans certaines régions de la forêt en 1924 et 1925. En 1925, la presque totalité des chrysalides était parasitée dans la région désignée « promontoire A » le long de la route de Salé à Tiffet, qui était alors totalement défeuillée, si bien qu'en 1926 *L. dispar* s'est montré rare ; c'est en 1928 seulement que la défoliation totale a été observée de nouveau dans cette région. Mais, depuis 1925, *Chalcis intermedia* a pratiquement disparu, non seulement du promontoire A, mais de toute la forêt ; nous n'en avons plus trouvé que quelques individus, fort rarement.

IV. — INTERACTIONS DES FACTEURS DE LA MORTALITÉ DE *L. DISPAR*. — Nous venons d'étudier l'action particulière, isolée, de chacun des facteurs dont nous avons pu reconnaître l'existence ; nous avons obtenu ainsi des résultats concrets et assez simples, évidemment réels puisqu'ils correspondent à des observations positives dans la nature. Cependant à l'égard des grands problèmes qui se posent de reconnaître le déterminisme de la persistance et celui de la limitation de la pullulation de *L. dispar* dans le vaste espace des forêts de chênes-liège voisines de Rabat, ces résultats apparaissent tout à fait insuffisants : l'analyse, si exacte qu'elle puisse être, des conditions immédiates dans lesquelles une espèce subit une réduction du nombre d'individus par l'effet d'un facteur quelconque, ne peut fournir, en effet, que des données incomplètes, expliquant au mieux des diminutions locales et momentanées de l'espèce en question, dans un cadre quelque peu fictif, puisque l'on a fait abstraction des conditions générales, des interactions nombreuses qui ont réglé l'entrée en jeu du facteur considéré. Il ne suffit pas de savoir quel est l'effet d'un facteur lorsqu'il entre en jeu ; pour se rapprocher de la solution générale du problème, il faut encore se rendre compte des conditions mêmes de l'entrée en jeu.

Quelques exemples donneront une idée de la complexité de ces conditions d'entrée en jeu, c'est-à-dire de l'interaction des facteurs :

1) Le synchronisme du cycle du chêne-liège et de celui de *L. dispar* n'est pas parfait, un asynchronisme partiel est de règle : selon les cas, le chêne-liège devance l'éclosion des chenilles ou se trouve au contraire en retard. Nous avons montré que le retard du chêne-liège est une cause de mortalité de *L. dispar*. Cette cause est évidemment plus ou moins compensée par la suite. Lorsque 50% des individus meurent avant d'avoir pu se nourrir, la disette de nourriture a moins de chances de se produire avant le terme de l'évolution pour les individus restants, d'autre part

les conséquences peuvent être considérables à l'égard des parasites : en certains lieux, en 1928, les *Apanteles* ont apparu précocement comme les chenilles, en assez grand nombre ; celles-ci ont alors joué le rôle de pièges dans lesquels sont mortes les larves de l'hyménoptère ; nous n'avons trouvé que quelques larves mortes dans ces conditions, mais la généralité du phénomène s'est trouvée bien démontrée : il est apparu que les *Apanteles* avaient déposé la presque totalité de leur ponte dans ces chenilles affamées, car par la suite les hyménoptères de génération printanière ont été rares, et l'année suivante le parasitisme par *Apanteles* est resté faible. Au contraire, dans les mêmes lieux, les *Meteorus* semblent s'être mieux développés, ce qui peut s'expliquer par la diminution des chances de co-parasitisme. Nous serions tenté d'aller plus avant encore, en suivant la chaîne commencée à l'asynchronisme : dans les régions considérées, la nourriture n'ayant pas fait défaut aux chenilles, les papillons ont pondu des œufs qui ont donné une faible mortalité, d'où rareté des nécrophages démantelant les pontes et éclosions nombreuses en 1929. Mais sans doute ces conséquences lointaines ne sont-elles plus inéluctables et le lien apparaît-il assez lâche ; il n'a existé là qu'en fonction de quantités d'autres facteurs qui n'ont pas été reconnus.

11) L'action destructive due à l'ensemble des deux Braconides *Apanteles solitarius* et *Meteorus pulchricornis* ne peut être évaluée par une simple totalisation des actions de chacun d'eux : bien qu'ils s'attaquent l'un et l'autre à peu près aux chenilles des mêmes âges et procèdent de manière analogue dans les conditions analogues, la superposition des rôles n'est que partielle. De même que les individus de chacune de ces espèces ne sont toujours solitaires qu'en raison de la destruction par une larve des larves congénères lorsqu'il s'en présente (surparasitisme), de même y a-t-il souvent destruction d'une larve d'une espèce par une larve de l'autre espèce (co-parasitisme). Il y a donc jusqu'à un certain point concurrence entre ces hyménoptères, qui d'ailleurs dépendent encore l'un de l'autre indirectement, car ils ont au moins trois parasites communs : *Hemiteles areator*, *Pezomachus nigritus* et *Habrocytus poecilopus*. La quantité et la densité d'*A. solitarius* règle donc en partie la pullulation de *M. pulchricornis* et réciproquement, en attirant et en développant plus ou moins d'hyperparasites de *L. dispar*. De telles interdépendances ont été maintes fois signalées ; aussi le fait intéressant que nous tenons à mettre en relief en est-il précisément l'inverse. Si l'interdépendance est évidente, l'indépendance partielle n'en existe pas moins et prédomine : l'un et l'autre évoluent par places tout à fait séparément et, les variations d'abondance qui les affectent alors montrent avec certitude qu'ils ne sont pas uniquement liés à *L. dispar*, à l'autre espèce et à leurs parasites ; d'autres facteurs inconnus agissent sur l'un et sur l'autre, d'autres encore sur l'un et non sur l'autre. En somme ces deux espèces ne doivent pas être considérées globalement comme un bloc indissoluble

dans le complexe de *L. dispar* ; elles ne sont que partiellement dépendantes l'une de l'autre et ont chacune un rôle propre. (Nous montrerons plus loin l'intérêt économique qui nous entraîne à bien établir cette distinction).

III) *Chalcis intermedia* a détruit en 1925 près de 100% des chrysalides dans le promontoire A de la Mamora. La disparition locale presque totale, consécutive, de *L. dispar*, a entraîné pour l'année suivante celle des autres parasites, notamment celle de *A. solitarius* qui était abondant. Nous nous attendions toutefois à ce que, en 1926, la forte prédominance des parasites entraînât l'achèvement de l'extermination. Il n'en a pas été ainsi, pour des causes inconnues. D'une part les *Chalcis* ont subi dans toute la forêt une brusque diminution entre 1925 et 1926, d'autre part les *Apanteles* ont laissé évoluer une forte proportion des chenilles tout en diminuant intensément de nombre. Si bien que, si les chenilles ont été peu abondantes en 1926, la proportion s'en est trouvée très augmentée en 1927 et la défoliation totale a-t-elle recommencé en 1928 ; un nouveau développement d'*Apanteles* n'ayant pas suivi celui des chenilles, l'enchaînement des faits peut être ainsi résumé : l'action intense de *Chalcis intermedia* a abouti, en liaison avec celle de facteurs indéterminés, à une diminution momentanée de *L. dispar* et à une diminution plus durable d'*A. solitarius*.

V. — CONSÉQUENCES DES INTERACTIONS. — APPRÉCIATION DE LA VALEUR DESTRUCTIVE DES CAUSES DE MORTALITÉ. — Ces exemples suffisent : peut-être montrent-ils surtout la difficulté de reconstituer l'enchaînement des interactions et la modestie de nos connaissances sur la biologie de *L. dispar*, ses parasites et hyperparasites ?

A) C'est, en effet, que l'étude de l'interaction d'un seul prédateur ou d'un parasite avec son hôte est déjà fort délicate en ce qu'elle dépend de nombreuses variables du milieu ambiant : TROUVELOT (1) l'a montré en parvenant à éclaircir à peu près le cas particulier de *Phthorimaea operculella* parasité par *Habrobracon Johansseni*.

Et lorsque les éléments du complexe sont plus nombreux, que l'espèce dont on veut connaître l'existence a affaire non seulement à un parasite de polyphagie connue, mais à d'autres agresseurs qui peuvent être soit spécifiques, soit plus ou moins polyphages, le problème devient vite insoluble. C'est ce que suggère tout à fait un travail pourtant approfondi, celui de FAURE (2) sur la Piéride du Chou. Cet auteur a essayé de serrer la question d'aussi près que possible et a cru pouvoir expliquer en quelque

(1) B. TROUVELOT. — La teigne des pommes de terre et ses parasites. *Ann. Epiph.*, 1924, nos 1 et 2.

(2) Jean-C. FAURE. — Contribution à l'étude d'un complexe biologique : La Piéride du Chou et ses parasites hyménoptères, 1926.

mesure certaines conditions d'entrée en jeu des facteurs en les hiérarchisant ; il a distingué en effet trois classes de parasites : les spécifiques, les électifs, les polyphages ; grâce à cette classification le problème des interactions lui a paru un peu moins inabordable. Cependant il faut bien dire qu'une telle hiérarchisation est plus didactique que réelle, toutes les transitions pouvant exister entre les trois classes ; on ne conçoit guère qu'un polyphage puisse présenter des affinités égales envers ses divers hôtes possibles : une certaine électivité est de règle, et le fait n'était nullement ignoré avant que FAURE y ait insisté. En fin de compte, l'auteur, malgré l'aide qu'il a trouvée dans sa nouvelle systématisation, admet surtout « qu'il n'est pas possible de prévoir quelle pourra être la répercussion de l'action d'une des espèces du complexe sur le taux de pullulation de l'insecte envisagé » ; et sur ce point nous sommes tout à fait d'accord avec lui, nous jugeons même que cette proposition doit être ainsi généralisée : il n'est guère possible de connaître la valeur réelle d'un facteur quelconque de destruction des individus d'une espèce au point de vue de la limitation du taux de pullulation de cette espèce, lorsque ces facteurs sont nombreux.

Voudrait-on, par exemple, estimer la valeur de l'asynchronisme des cycles du chêne-liège et de *L. dispar*? Toute réponse paraît bien devoir rester évasive, car selon le jeu subtil des interactions varie le résultat, localement et dans le temps : n'avons-nous pas vu, à côté de l'action immédiate de destruction, apparaître une action médiate protectrice, due à la réduction considérable du nombre des *Apanteles*, puis des nécrophages nettoyeurs des pontes?

De même, l'action massive d'un entomophage peut diminuer localement pour un temps le nombre du phytophage attaqué, mais aussi il raréfie par là même les autres entomophages de telle sorte que ceux-ci seront peut-être pratiquement éliminés pour un temps très supérieur et par conséquent le désavantage aura pu surpasser le bénéfice.

Que se passerait-il si l'asynchronisme entre *L. dispar* et chêne-liège ne se produisait jamais, si *Chalcis intermedia* n'existait pas? Nous n'en savons rien.

On pourrait être tenté d'estimer la valeur d'une cause de mortalité donnée, en recherchant par comparaison ce qui se passe dans les pays où elle n'entre pas en jeu. Dans certains cas relativement simples, où les éléments du complexe sont peu nombreux, nous avons dit déjà que la réponse pourra paraître parfois assez claire ; sur de telles réponses ont été basées nombre d'acclimations de prédateurs ou parasites, en vue de la lutte biologique, et ont pu se justifier par exemple celles de *Novius cardinalis* et d'*Habrobracon Johansseni*, mais encore faut-il bien préciser, et nous y reviendrons plus loin à propos de la lutte biologique, que, de la valeur utile constatée d'un entomophage, on ne doit pas conclure obligatoirement à une réduction du taux de pullulation moyen du phyto-

phage. Dans des cas complexes comme celui de *L. dispar*, nous ne pouvons même pas raisonner de manière analogue dans la seule considération de l'utilité : tel facteur, qui dans un pays paraît limitatif en fonction de certaines conditions, peut ne plus l'être ailleurs, les conditions étant différentes.

Il faut donc reconnaître, en résumé, que *dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons savoir dans quelle mesure le taux de pullulation de L. dispar dépend de la présence de tel prédateur, de tel parasite, ou de tel autre facteur de mortalité.*

B) Quant à savoir si, dans leur ensemble, les facteurs destructifs de *L. dispar* (non compris celui de la disette de nourriture résultant de sa consommation totale) sont ou non favorables à l'existence ou au développement de l'espèce, la réponse n'est pas non plus très facile : tout ce que nous pouvons dire d'abord, c'est que l'espèce existe et que ces facteurs existent en même temps.

PICARD (1) fait la remarque suivante : « on peut se demander pour-
« quoi aucune espèce n'échappe aux causes destructives, et comment
« aucune d'entre elles ne parvient à prendre autant d'extension que
« le lui permettraient ses possibilités génératrices. Rien n'empêche que
« de tels cas se soient présentés, mais ils ne peuvent aller sans la mort
« du végétal dont la destruction entraîne celle de son ennemi. Seules
« donc peuvent persister les espèces dont la puissance de multiplication
« est tenue en échec. Tel est le cas du Phylloxera... les facteurs de des-
« truction sont donc, somme toute, une nécessité pour le maintien de
« l'espèce ». Et plus loin, l'auteur ajoute que pour *Lymantria dispar*
et *Psilura monacha*, le dépouillement total des forêts entraîne la disparition momentanée du phytophage.

Nous ne souscrivons pas complètement à la conclusion de cet auteur dans toute sa généralité : *L. dispar* a causé en effet la défoliation totale du chêne-liège en certaines aires de la forêt de la Mamora pendant toute une série d'années, et a donc été limité avant tout par la disette de nourriture ; malgré quoi les arbres ne sont pas morts (une nouvelle poussée de feuilles suivant aussitôt la destruction totale au moment où il n'y a plus de chenilles) et ont donc permis la survie de l'insecte. Il nous apparaît, d'après ce cas particulier, que l'existence de facteurs de destruction autres que la disette de nourriture par la consommation totale n'est pas toujours nécessaire à la persistance d'une espèce.

Mais lorsque ces facteurs ne sont pas nécessaires, sont-ils au contraire de nature à défavoriser l'existence de l'espèce ? Nous le pensons pour le cas de *Lymantria dispar* sans pouvoir d'ailleurs le démontrer absolument. Nous nous basons sur les considérations générales théoriques suivantes :

(1) F. PICARD. — Les Insectes du figuier, *Ann. Epiph.*, t. VI.

tout facteur de mortalité de l'espèce donne un taux de mortalité variable dans le temps, en fonction de toutes les interactions, et ce taux peut être représenté par une courbe plus ou moins irrégulière. L'action de chaque facteur étant traduite par une courbe spéciale, on peut tracer de la même manière une courbe résultante indiquant les résultats des actions totalisées de tous les facteurs. Cette courbe résultante a bien certainement la propriété générale d'être d'autant plus irrégulière que le nombre des facteurs est élevé; en effet la compensation entre deux ou plusieurs facteurs est un cas particulier exceptionnel, comme l'est en physique le cas tout à fait comparable de l'interférence des ondes. Donc plus est grand le nombre des facteurs, plus est ample l'oscillation maximum de la courbe, correspondant à la coïncidence des maxima de tous les facteurs; sans doute l'étude des « lois du hasard », selon l'expression consacrée en mathématiques, nous apprend-elle que la coïncidence de tous les maxima est aussi d'une rareté proportionnelle au nombre des facteurs, mais cela est de peu d'importance. Si la possibilité existe qu'un maximum élevé entraîne la disparition de l'espèce, peu nous importe sa rareté, puisque le résultat une fois acquis est définitif.

L'application de ces données toutes théoriques au cas de *L. dispar* ne nous paraît pas soulever d'objections essentielles de principe; mais dans l'étude de la possibilité de la disparition de l'espèce, il y aurait lieu d'envisager la totalisation de tous les facteurs de destruction, sans éliminer la disette de nourriture dont le rôle limitatif n'est pas d'essence différente des autres facteurs et pourrait être traduit par une courbe spéciale comme celui de ces autres facteurs. Certes, nous ne pouvons pratiquement réaliser cette étude. Le résultat, cependant, ne nous apparaît pas douteux: étant donnée l'extrême extension de l'espèce dans le monde, la coïncidence dans le temps et dans l'espace des maxima de mortalité dues à chaque facteur ou du moins la coïncidence de chiffres suffisants, les maxima n'étant pas théoriquement nécessaires, a si peu de chances de se produire que la disparition totale de l'insecte peut être considérée comme impossible; mais localement, dans des forêts isolées de petites dimensions, elle devient au contraire très probable et doit se présenter fréquemment, quitte à être parfois compensée par un repeuplement à la suite d'apports extérieurs.

Ainsi a pu se produire la disparition de *L. dispar* dans une petite forêt de chênes-liège de dix hectares, voisine de la côte près de Mechra El Hader. Nous n'avons pas assisté à cette disparition, qui est pourtant évidente et date d'une époque récente: les conditions de cette forêt satisfont sans aucun doute à l'existence actuelle de l'espèce, car tel est le cas dans des forêts plus vastes, très voisines; *L. dispar* y a existé lorsque la forêt n'était pas isolée (on sait quelles réductions ont subi depuis moins d'un siècle les forêts du Maroc par suite des déprédations commises par les indigènes); sans doute y a-t-il persisté encore un temps après l'isole-

ment jusqu'au moment où des coïncidences suffisantes de l'action des facteurs destructifs se sont produites.

En définitive, comme l'a dit E. RABAUD (1) « le problème de la vie « ou de la mort d'une espèce se ramène à la vie ou à la mort d'une certaine quantité d'individus : espèce ou individus doivent se confondre ». Lors donc que nous assistons à la destruction d'un grand nombre d'individus par le jeu d'un certain nombre de facteurs, nous devons estimer que ce jeu de facteurs rapproche plus ou moins de la disparition de l'espèce, et s'il est impossible de formuler la même réponse à propos de l'action d'un facteur isolé, c'est que l'isolement n'est pas une réalité, mais une apparente simplification imaginée pour les commodités de l'étude, et qui n'atteint pas son but.

VI. — LA QUESTION ÉCONOMIQUE DE *L. DISPAR* DANS LES FORÊTS MAROCAINES. — A) *Dégâts causés par L. dispar*. — Lorsque la Direction des Eaux et Forêts du Maroc a demandé à l'Institut Scientifique Chérifien d'étudier les moyens de lutter contre les invasions de chenilles de *Lymantria dispar* dans la forêt de la Mamora, l'inquiétude causée par les dégâts commis était grande, on craignait quelque peu l'anéantissement de la forêt. Cette crainte n'était pas dénuée de fondements apparents ; la main-mise de l'Etat Chérifien sur la forêt avait en effet modifié le taux de pullulation des chenilles dans des proportions importantes, de sorte que celles-ci semblaient avoir apparu presque brusquement : les indigènes auparavant avaient l'habitude de provoquer de vastes incendies au moment de l'évolution des chenilles, de sorte que celles-ci avaient été peu remarquées. Lorsque l'autorité du Service des Eaux et Forêts s'est exercée pleinement, les incendies se sont raréfiés et l'emprise de *L. dispar* s'est manifestée plus clairement, sous la forme de très vastes défoliations.

Cependant il est apparu très vite que *L. dispar* n'était pas d'importation récente, les indigènes l'ayant toujours connu ; pour cette raison il a été admis également que la coutume des incendies ne pouvait avoir toujours été le moyen de lutte nécessaire et suffisant, qu'en d'autres termes le chêne-liège existait malgré *L. dispar*.

Autant que nous avons pu le constater par la suite, les défoliations par *L. dispar* ne paraissent pas mettre les arbres en péril de mort ; dès après les défoliations repousse un nouveau feuillage, aussi bien dans les aires où ces défoliations ont été totales cinq années de suite (1925-1929) que dans celles où il y a eu des interruptions d'une ou plusieurs années. Peut-être s'ensuit-il pourtant une certaine diminution de la vitalité de l'arbre et faut-il admettre que l'action des chenilles est une des causes

(1) E. RABAUD. — Essai sur la vie et la mort des espèces. *Bull. Bio. Fr. Belg.*, t. L.

de leur faible longévité? (Les chênes de cent ans sont fort rares en effet). Le fait est possible, non certain.

Quoiqu'il en soit, les dégâts réels que l'on peut constater sont importants :

1° Les défoliations diminuent très fortement ou même suppriment la glandée : or les glands sont vendus aux indigènes qui les consomment ; d'autre part ils constituent pendant un temps chaque année la base essentielle, souvent unique, des élevages de porcs dans la région forestière.

2° L'augmentation annuelle de bois et de liège, selon l'opinion des officiers forestiers, est très affaiblie dans les zones défeuillées.

3° Le dommage le plus important, indirect, est sans aucun doute le suivant : le démasclage est obligatoirement opéré par des ouvriers indigènes peu experts, dès le printemps, au moment où les défoliations apparaissent ; or les défoliations entraînent une forte diminution de la circulation vasculaire et corrélativement les canons de liège sont plus difficiles à arracher. Souvent l'arrachage cause alors aux arbres des blessures inguérissables, d'autant plus nocives qu'elles attirent fortement les ronges-bois tels que : *Cossus cossus*, *Zeuzera pyrina*, *Platypus cylindrus*, *Xyleborus Saxosini*, *X. monographus*, *Cerambyx cerdo*, etc.

Sur notre demande, la Direction des Eaux et Forêts a fait dresser d'année en année les cartes de l'invasion des chenilles. Nous avons publié trois de ces cartes dans les Annales des Epiphyties. Elles montrent bien l'importance du fléau. Pour une superficie totale de 130.000 hectares, elles font ressortir que les zones de défoliation complète ont été de 18.700 hectares en 1924, 17.000 en 1925, 18.000 en 1926, 32.200 en 1929 et que d'importantes défoliations ont sévi en outre sur 24.300 hectares en 1924, 20.000 en 1925, 36.000 en 1926, 20.000 en 1929.

B) La lutte biologique.

a) Le principe de la lutte actuelle mondiale engagée contre *L. dispar* : réduction du taux moyen de la pullulation. — La lutte biologique contre *L. dispar* a été entreprise sur une vaste échelle aux États-Unis par le Gipsy Moth Laboratory auquel d'abord a été donnée pour unique objectif la réduction du développement de cet insecte. Dans ce pays, *L. dispar* s'est attaqué non seulement à quantités d'arbres d'espèces différentes, mais encore dans les clairières à des cultures basses telles que celle d'une Ericacée du genre *Vaccinium* (cranberry). Agissant sur des arbres à feuilles caduques de climat tempéré souvent très sensibles à une unique défoliation, l'insecte a causé des ravages particulièrement intenses allant jusqu'à la mort des sujets atteints. Sur les Cranberrys, graves dégâts également par la section des rameaux fructifères. En face de telles déprédations, les entomologistes américains ont

de suite visé d'une part à empêcher l'extension de l'espèce en établissant une sorte de barrage à la limite du territoire envahi, d'autre part à diminuer le taux de pullulation à l'intérieur de ce territoire (1). Tous les moyens de lutte possibles ont été envisagés par eux, même ceux exigeant un travail local constant sur de vastes surfaces, et parmi ces moyens la lutte biologique a pris une place prépondérante par l'acclimatation des prédateurs et parasites estimés importants facteurs de destruction à l'étranger.

En ce qui concerne ce dernier moyen, la méthode américaine est simple, la base en a été donnée par FISKE (2) : cet auteur, comparant le développement de *L. dispar* en Europe et en Amérique, a été amené à estimer utile l'apport aux Etats-Unis du plus grand nombre possible d'espèces prédatrices et parasites. Malgré des déboires assez importants, les résultats ont été, dans l'ensemble, satisfaisants, de sorte que la méthode est restée invariable.

Elle a été cependant critiquée par THOMSON (3) qui juge préférable de faire un choix d'espèces efficaces en petit nombre. Ainsi en a jugé TROUVELOT (4) : « Tous les parasites n'agissant pas avec la même efficacité « suivant les régions et suivant les années, il semble qu'une association « restreinte, formée d'un certain nombre d'espèces seulement, serait « la meilleure des solutions vers lesquelles on doit tendre ». Ces deux opinions ont paru se trouver justifiées par les inconvénients du coparasitisme et de la tendance qu'ont manifestée certaines espèces à agir, tantôt en parasites, tantôt en hyperparasites.

Dans le même sens, on a parfois estimé qu'il est inutile d'acclimater à la fois plusieurs entomophages s'attaquant de manières analogues à un même stade d'évolution du phytophage, cette opération paraissant revenir en définitive à mettre les entomophages en concurrence, alors qu'une seule espèce doit pouvoir occuper à elle seule la place libre toute entière.

Notre point de vue n'est pas tout à fait celui-là : les opinions de TROUVELOT et de THOMSON reviennent à dire que, lorsque nos connaissances ne nous permettent pas d'imaginer avec une certaine exactitude quelle pourra être la valeur d'un facteur de destruction donné au milieu d'un ensemble d'interactions, il est préférable de s'abstenir de toute intervention.

Il est bien évident que la réunion de certaines espèces peut parfois présenter des inconvénients, le cas le plus simple étant celui de la tendance à l'hyperparasitisme : si, voulant détruire A, on introduit deux

(1) Voir P. MARCHAL. — Les sciences biologiques appliquées à l'Agriculture et la lutte contre les ennemis des plantes aux Etats-Unis. *Ann. Epiph.*, t. III.

(2) W.-F. FISKE. — Parasites of the Gipsy and Brown tail Moths introduced into Massachusetts, 1911.

(3) W.-R. THOMPSON. — A criticism of the « Sequence » Theory of parasitic control.

(4) B. TROUVELOT, *op. cit.*

parasites B et C provenant de pays étrangers différents, mais que C présentant plus d'affinité pour B que pour A, se conduise en hyperparasite, l'opération peut avoir été regrettable. Mais ce cas d'exclusive concurrence entre deux parasites, bien que possible, ne paraît pas avoir été jusqu'ici observé; il ne s'est agi que de concurrence partielle. En tout état de choses, ce n'est là qu'une coïncidence particulière, exceptionnelle. Lorsque deux espèces sont directement parasites d'un même stade de l'hôte, il y a de fortes chances pour que chacune des deux exerce un rôle propre, la concurrence n'étant que partielle: par exemple, entre les deux Braconides, *Apanteles solitarius* et *Meteorus pulchricornis*, qui, de prime abord agissent d'une manière très semblable sur des chenilles à peu près de même âge, il peut y avoir coparasitisme, malgré quoi ces Braconides ne pullulent pas exactement en raison inverse l'un de l'autre, leurs conditions d'existence n'étant pas identiques. (Par exemple, ils n'offrent pas la même prise l'un et l'autre aux prédateurs marcheurs comme les fourmis, qui attaquent facilement les *Apanteles* pendant le début du filage du coton, alors que les *Meteorus*, en se suspendant d'abord à un fil de plusieurs centimètres, échappent à l'attaque lorsque le fil ne vient pas s'appliquer contre le support; d'autre part leurs possibilités génératrices, bien que non calculées pour *Meteorus*, ne sont évidemment pas les mêmes). Si l'on attribuait tant d'importance au coparasitisme, ne faudrait-il pas, de même, éviter l'acclimatation d'une espèce unique, sous prétexte que les individus se concurrencent les uns les autres et peuvent être fâcheusement surparasites d'une même chenille?

Malgré cette objection aux critiques qui ont été faites contre l'acclimatation du nombre maximum de prédateurs et parasites, dans des cas complexes comme ceux de *Lymantria dispar* ou d'*Euproctis chrysorrhæa*, nous devons concéder qu'entre la théorie de la séquence maximum et celle de l'emploi d'un nombre limité d'espèces, il est malaisé de choisir: nous avons déjà insisté sur la difficulté d'apprécier la valeur de tout facteur de destruction; on retrouve là cette difficulté. Le problème qui consiste à vouloir réduire le taux général moyen de la pullulation d'une espèce est, en effet, un des plus ardues qui se puisse concevoir: il ne faut pas s'étonner de ce que, pour le résoudre, deux théories différentes aient été proposées.

b) Autre principe possible de lutte: augmentation de la fréquence des destructions totales locales temporaires. — Mais au demeurant, la question de la lutte biologique, dans son but de protection des espèces utiles, doit-elle toujours se poser sous cette forme: réduction du taux de pullulation de l'espèce nuisible? Dans un cas simple comme celui de la lutte contre *Icerya Purchasi*, cherchons-nous et obtenons-nous une réduction générale moyenne du taux de pullulation de la cochenille? Bien évidemment, nous ne savons pas quel serait

ce taux en l'absence du *Novius cardinalis* et par conséquent si cette coccinelle tend à le réduire. Ce que nous savons, c'est que l'accident de l'acclimatation de l'*Icerya* sans son prédateur donne lieu à un à-coup très brusque de sa pullulation, qui se traduit par la destruction de végétaux utiles. Si nous n'importions pas alors le *Novius*, il est probable qu'après la mort de beaucoup de ces végétaux, la multiplication des *Icerya* se trouverait enrayée ; peut-être même l'espèce s'éteindrait-elle faute de nourriture ? A tout prendre, l'existence de *Novius cardinalis* est peut-être nécessaire à celle d'*Icerya Purchasi*, de même que selon l'avis de PICARD, nos moyens de lutte contre *Phylloxera vastatrix* ont été nécessaires à la survie de cette espèce. Néanmoins personne ne songe à contester l'utilité du *Novius cardinalis* ; il nous suffit de savoir que, dans un petit espace donné, la coccinelle est susceptible d'opérer la suppression totale de l'*Icerya* et que dans cet espace nos cultures seront à l'abri tant que ne se produira pas un repeuplement ; de savoir aussi que sur de plus vastes surfaces, nous assisterons à des suites de fluctuations numériques restreintes dans l'espace et dans le temps, correspondant aux peuplements, repeuplements, extinctions, diminutions et augmentations des deux espèces en présence, de telle manière que nous ne serons pas souvent obligés d'opérer des redistributions du prédateur.

En somme, dans la lutte contre l'*Icerya Purchasi*, nous obtenons un excellent résultat économique par des séries de destructions totales locales qui se succèdent et se déplacent dans le temps et dans l'espace ; ce résultat n'équivaut pas à une réduction du taux de pullulation par rapport à ce qu'il serait en l'absence du *Novius*, mais réalise simplement une modalité avantageuse à notre égard du jeu des interactions possibles entre des végétaux utiles d'une part, un phytophage d'une autre part, et enfin un prédateur spécifique de ce phytophage.

Le cas de l'*Icerya* n'est pas exceptionnel : si en effet la protection d'un végétal utile peut être obtenue parfois par l'action continue d'un facteur frénateur du phytophage empêchant à peu près toutes ses fortes pullulations même momentanées, il est plus général de constater d'importantes fluctuations, qui à la limite donnent lieu à des destructions locales. Lorsqu'il s'agit de lutte biologique, nous ne sommes pas souvent maîtres de choisir entre ces deux modes d'action. Mais remarquons que les destructions totales locales d'une certaine étendue, supprimant l'espèce nuisible pendant un certain laps de temps, (jusqu'au repeuplement), peuvent parfaitement constituer pour des forêts une protection convenable qu'il est naturel de chercher à assurer lorsqu'elle n'existe pas, à développer par augmentation de la fréquence des destructions totales lorsqu'elle existe déjà.

En ce qui concerne le cas de *L. dispar* en Mamora, il est bien certain qu'il y aurait avantage à obtenir un abaissement général et continu du taux de pullulation pour éviter les importantes défoliations répétées nui-

sant au rendement en bois, liège, et glands. Nous ne pensons pas toutefois qu'il soit possible de parvenir à cette réduction constante et généralisée ; l'état actuel des choses est d'une très grande irrégularité, une variation du taux de pullulation entre 0 et un chiffre dépassant largement les possibilités de nourriture correspondantes. Mais il est remarquable de constater que les destructions complètes locales se produisent ; la disparition de l'espèce sur des aires plus ou moins vastes (d'un simple bouquet d'arbres à plusieurs dizaines d'hectares pour le moins) est un fait courant. Il s'ensuit pour le chêne-liège l'avantage de regains de développement qui durent un temps variable selon les conditions locales, selon les possibilités de repeuplement. A cet égard, les zones centrales de la forêt sont défavorisées ; au contraire les îlots et les promontoires qui ne sont pas situés trop sous le vent d'autres régions forestières sont favorisés. (La région orientale de la forêt de la Mamora n'a guère souffert de *L. dispar* en ces dernières années, sans que les raisons en aient pu être trouvées ; il peut s'agir d'influences climatiques, l'insecte paraissant en général se développer mieux à proximité de la côte qu'à l'intérieur du pays).

Nous avons exposé ailleurs (1) comment nous sommes intervenus dans la lutte contre *L. dispar* par l'acclimatation du *Schedius Kuwanai*. Cette acclimatation a réussi dans la forêt de la Mamora et dans la forêt des Zaers. Nous attendons de l'hyménoptère plutôt de nouvelles variations du taux de pullulation qu'une action frénatrice continue à laquelle il serait peut-être dévolu s'il était seul. Cet insecte se développe en effet régulièrement et intensément là où il a été lâché, et s'étend progressivement en surface, mais il va se trouver en face des fluctuations considérables de *L. dispar*, en interaction avec une infinité de facteurs imprévisibles. Son action tend à la régularité, parce qu'il ne peut toujours attaquer que la couche superficielle des œufs, mais elle s'enfonce pourtant en profondeur par suite du démantèlement des pontes ; dans ses résultats immédiats, elle est favorisée par la présence de *Tenebroides maroccanus* surtout, et aussi par celle de *Trogoderma versicolor*.

En tout état de cause, nous estimons que l'apport d'un facteur nouveau de destruction est de nature à augmenter les chances, à augmenter la fréquence ou si l'on veut le nombre des destructions totales de *L. dispar* sur des aires limitées ; il doit donc s'ensuivre un gain général de vitalité et de productivité du chêne-liège.

(1) J. DE LÉPINEY, *op. cit.*

RÉSUMÉ. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

A l'aide des travaux biologiques de divers auteurs, au moyen de quelques observations et comparaisons personnelles, nous avons cherché à dégager les facteurs déterminants du cycle évolutif de *Lymantria dispar* au Maroc ; nous n'avons toutefois apporté sur ce point qu'une modeste contribution à la biologie générale, d'autres cycles d'insectes ayant déjà été bien étudiés avant nous et ayant permis de reconnaître les liaisons essentielles de toute évolution avec les facteurs du milieu ambiant. En passant, nous avons signalé l'absence de dépendance complète entre le phénomène de la mue et celui de la croissance, et l'intérêt que présenterait tout travail sur la variabilité de la polyphagie.

Une étude détaillée des différentes phases du comportement de l'insecte nous a permis par contre de reconnaître d'une manière assez précise le déterminisme jusqu'alors presque inconnu de ce comportement, sur lequel restent seuls encore dans l'ombre quelques points secondaires. D'un point de vue général, le jeu des facteurs du comportement habituel au contact du substrat nourricier ne nous a pas fourni beaucoup de données très nouvelles pour la science ; cependant la succession des phases nutritives et des phases de repos, les conditions du sommeil diurne, constituent des faits biologiques, non spéciaux certes à *L. dispar*, dont l'explication n'avait guère été abordée ni dans ce cas ni d'une manière approfondie dans aucun cas comparable. A propos du comportement hors du substrat nourricier, nous avons été amenés à étudier les propriétés visuelles des ocelles des chenilles : cela nous a permis de mettre en lumière un cas indiscutable de vision des formes chez les insectes, question encore très discutée, la méthode expérimentale n'ayant pas été bien souvent employée pour le contrôle cependant indispensable des données anatomiques et physiologiques. A ce sujet, il est possible d'admettre encore *a priori* que la vision des formes chez les chenilles et même chez les Arthropodes est un fait exceptionnel ; néanmoins quelques indications obtenues sur d'autres espèces de Lépidoptères font prévoir qu'il ne doit pas en être ainsi, et que d'autres travaux amèneraient à reconnaître au phénomène une certaine généralité ; d'ailleurs, générale ou non, la possibilité de la vision des formes par des yeux simples d'Insectes n'en garde pas moins son importance psychophysiologique indéniable.

Notre travail sur la vie et la mort de *Lymantria dispar* au Maroc nous a mis à même de constater la présence de plusieurs éléments locaux du complexe biologique qui ne paraissent pas entrer en jeu ailleurs dans le monde ; certains prédateurs et commensaux des pontes, tels que

Tenebroides maroccanus et *Trogoderma versicolor* jouent un rôle important dans la limitation de l'espèce et seraient donc à prendre en considération dans la lutte mondiale engagée contre *dispar*. *Apanteles solitarius*, dont on a distingué à tort selon nous *A. melanoscelus*, présente en Mamora un cycle évolutif assez particulier dans lequel apparaît une génération vouée à la mort sans descendance, sauf restriction pour les individus affectés par la diapause. Ce phénomène de discordance entre hôte et parasite, analogue à celui qui se présente accidentellement entre *L. dispar* et *Quercus suber*, et aussi, selon MARCHAL, entre *Diplosis pirivora* et *Pirus communis*, appuie l'idée, déjà souvent émise d'après d'autres faits, que l'hypothèse de la tendance d'adaptation au milieu des êtres vivants ne peut expliquer d'une manière générale les rapports réels qui existent entre ces êtres, mais bien que tout rapport résulte de l'emprise de causes actuelles particulières, non susceptibles de généralisation universelle.

Dans un complexe biologique où entrent en interactions une grande quantité de facteurs de destruction, il paraît téméraire, dans l'état actuel de nos connaissances, de rechercher la valeur propre d'un facteur isolé, qui peut selon les lieux, selon les conditions, être ou n'être pas favorable au développement de l'espèce. Notre jugement ne peut guère être appliqué que sur des aires limitées, dans lesquelles il est possible d'effectuer des numérations précises, là où l'on peut faire abstraction du repeuplement : alors seulement nous pouvons quelquefois prévoir si l'action d'un facteur donné aura quelques chances de réduire plus ou moins le taux de pullulation de l'espèce. Lorsqu'au contraire on veut envisager de vastes surfaces, la complexité des interactions n'autorise aucune hypothèse, la destruction d'une certaine quantité d'individus pouvant être ou ne pas être favorable à la survie de l'espèce.

Quoiqu'il en soit, malgré les interactions, tout facteur de destruction exerce un rôle propre, partiellement indépendant des autres facteurs, et comme tel susceptible de se superposer au moins en partie à ces autres facteurs ; le cas de l'interférence constante de deux facteurs ne peut être qu'exceptionnelle, et l'on ne doit s'y arrêter que si l'on a des éléments réels tendant à la faire supposer. Le nombre des facteurs différant entre eux dans leur mode d'action est un élément sur lequel nous pouvons souvent agir ; pour la lutte biologique contre un phytophage il y a avantage à augmenter ce nombre si l'on veut tenter d'obtenir l'augmentation des destructions locales complètes, temporaires en raison des chances de repeuplement, qui peuvent être dans beaucoup de cas favorables à la protection d'un végétal utile.

C'est en accord avec cette idée que nous avons jugé favorable et réalisé l'acclimatation du *Schedius Kuwanae*, parasite japonais des œufs de *Lymantria dispar*, dans les forêts de chênes-liège du Maroc.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o Géologie du massif central du Haut-Atlas marocain.

2^o Biologie de *Schistocerca gregaria*.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 14 mars 1930.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

CHARLÉTY.


~~~~~  
ROCHEFORT-SUR-MER. — IMPRIMERIE A. THOYON-THÈZE. — 1930.  
~~~~~